

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

7

ИЮЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА”

1997

УДК 581.82 : 581.44 : 582.623.2

© А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *POPULUS DELTOIDES* (SALICACEAE) В ХОДЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА.**1. АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА ПОБЕГА¹**

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *POPULUS DELTOIDES* (SALICACEAE) DURING LIFE CYCLE. 1. SHOOT APICAL MERISTEM

Проведен сравнительный анализ качественных и количественных структурных признаков клеток и клеточных компонентов протодермы (дерматогена) и 2—3-го слоев, расположенных под ней в центральной и периферической зонах, а также в листовом бугорке апикальной меристемы побега. Верхушки удлинённых побегов фиксировали в начале и конце лета. Определяли парциальный объем и абсолютный объем на клетку 10 клеточных компонентов, парциальный и абсолютный объем 7 компонентов пластид, а также линейный размер, индивидуальный объем и число на клетку пластид, митохондрий, пероксисом и диктиосом, плотность распределения и число на клетку цитоплазматических и пластидных рибосом, плазмодесм. Достоверных и закономерных различий между зонами и слоями клеток меристемы по комплексу количественных ультраструктурных признаков не обнаружено, хотя по отдельным признакам они могли различаться. Сделан вывод, что цитогистологическая зональность апикальной меристемы не выражена. Позднелетние меристемы отличаются от раннелетних меньшим числом на клетку, но большей величиной пластид и митохондрий, меньшим числом пероксисом, но большим количеством эндоплазматического ретикула. Одна клетка 2—3-го слоев листового бугорка, дающая начало клеткам мезофилла, содержит около 45 пластид, 120 митохондрий, 6 очень мелких пероксисом, 8 диктиосом, 900 тыс. цитоплазматических и 35 тыс. пластидных рибосом, 1300 плазмодесм. Полученные данные сопоставляются с имеющимися количественными данными по другим видам растений.

Как было установлено в результате электронно-микроскопических исследований, клетки различных тканей растений имеют специфическую ультраструктуру (Данилова, 1980). Эта специфика определяется в основном различиями в деталях строения, распределении и количественном соотношении сравнительно небольшого числа клеточных компонентов. Выявление ультраструктурных характеристик тканей привело к возникновению современной гистологии растений (Данилова и др., 1966), резко отличающейся от классической тем, что во главу угла в ней ставятся не форма клеток и их оболочки, а особенности ультраструктуры клеточных компонентов. Следует, однако, отметить, что при описании количественного соотношения органелл как одного из важнейших критериев тканевой специфики клеток до сих пор чаще всего используют глазомерные оценки. На современном этапе развития фитоистологии это становится явно недостаточным. Используя методы современного морфометрического (стереологического) анализа, по электронно-микроскопическим снимкам можно достаточно точно определить соотношение («парциальный объем») различных компонентов в клетке и рассчитать их абсолютные объемы и число (Weibel, 1969; Steer, 1981). Получение точных количественных показателей позволяет дать объективную оценку ультраструктурной специфики различных тканей, а изучение изменений этих показателей в ходе развития из меристемы — специфику их дифференциации и всего их жизненного цикла.

Пожалуй, первым, кто показал специфику тканей по количественным признакам

¹ Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-11455).

одного клеточного компонента — пластид, был F. Bartels (1964, 1965), который установил различия в числе и размерах пластид между покровными клетками эпидермы, мезофилла, замыкающими и побочными клетками устьиц листа *Epilobium hirsutum* и *Peperomia metallica*. Правда, эти данные были получены с помощью светового микроскопа. Некоторые количественные ультраструктурные показатели тканевой специфики клеток нектарников и мезофилла листа были получены одним из нас (Васильев, 1972) для *Cucumis sativus*. Количественная ультраструктурная характеристика пластид различных тканей зрелого листа видов двудольных приведена в ряде работ (Гамалей, 1983; Милашвили, Гамалей, 1985а, б; Гамалей, Милашвили, 1986). Выявлены различия в парциальном объеме 9 клеточных компонентов между ксилемной и кортикальной паренхимой у *Echinocereus engelmannii* (Mauseth, 1981b, 1982a), в парциальном объеме органелл и компонентов хлоропластов разных тканей 3 видов рода *Peperomia* (Gibeaut, Thomson, 1989). Выявлены также различия в ряде количественных показателей хлоропластов и митохондрий эпидермы и мезофилла листьев *Ranunculus flabellaris*, образовавшихся в воде и на суше (Young et al., 1990); пластид — в замыкающих клетках устьиц, клетках палисадного и губчатого мезофилла *Commelina cyanea* и *Vicia faba* (Pearson, Milthorpe, 1974), этих же типов клеток и клеток эпидермы *Arabidopsis thaliana* (Pyke, Leech, 1994). Получены данные о парциальном объеме компонентов клеток мезофилла, проводящих пучков и центральной паренхимы листьев растений *Suaeda maritima*, выращиваемых в условиях засоления и без него (Hajibagheri et al., 1984).

Изучение динамики различных количественных ультраструктурных параметров клеток в ходе дифференциации и всего их жизненного цикла пока не проводилось ни на одной из тканей листа. Количественная ультраструктурная специфика отдельных тканей листа в ходе его развития показана пока только по динамике цитоплазматических рибосом у *Fraxinus ornus* (Гамалей, 1977) и некоторых признаков пластид у *Phaseolus vulgaris* (Whatley, 1979), а также по большому числу показателей клеток паренхимной обкладки и мезофилла *Atriplex rosea* (Lin, Dengler, 1994). Более или менее подробная информация имеется о динамике органелл в ходе развития (дифференциации и старения) одной ткани — мезофилла листа. При этом чаще всего изучают изменения количественных признаков только хлоропластов и начиная не с фазы заложения листа на конусе нарастания, а с фазы выхода его из ростовой почки (Мокроносов, Багаутдинова, 1974; Мокроносов, Некрасова, 1977; Гамалей, Куликов, 1978; Цельникер, Май, 1979; Кахнович и др. 1980; Lamppa et al., 1980; Pyke, Leech, 1994, и др.).

Лишь в работе Н. В. Ладановой и В. В. Тужилкиной (1992) получены данные об изменении ряда органелл, числа (на 1 мкм² цитоплазмы) и площади сечения пластид и митохондрий, степени развития тилакоидной системы клеток мезофилла хвои *Picea abies* на 8 стадиях развития начиная с июня 1-го года жизни (с момента заложения хвоинки на конусе нарастания) и заканчивая августом 2-го года ее жизни. W. Fagerberg (1984) проанализировал изменение парциального объема, числа и абсолютного объема органелл клеток мезофилла *Helianthus annuus* на 3 стадиях развития (в листе длиной 10, 45 и 150 мм). J. Mauseth (1982a) показал различия в парциальном объеме компонентов клеток (за исключением эндоплазматического ретикулума и перокси-сом) протодермы и расположенных глубже слоев ближайшего к апексу примордия листа и колючки *Echinocereus engelmannii*, с одной стороны, и продуцирующих их клеток туники и периферической зоны (соответственно) апекса — с другой.

Однако наиболее подробно, на 11 стадиях (причем в течение всего жизненного цикла клетки), динамика количественных признаков органелл прослежена в эндосперме *Triticum aestivum* (Briarty et al., 1979). Для этой ткани представлена динамика парциального объема всех клеточных компонентов (за исключением аппарата Гольджи), объема 1 пластиды и 1 митохондрии, всего пластидома и хондриома, а также количественных признаков внутреннего строения митохондрий и амилопластов. Почти столь же детально (на 5 стадиях) изучена динамика органелл в клетках семядолей зародыша при созревании семян *Phaseolus vulgaris* (Briarty, 1980a, б) и

(на 5 стадиях) при прорастании семян *Arabidopsis thaliana* (Mansfield, Briarty, 1996). Данные о динамике объема и числа на клетку митохондрий и пластид в различных тканях пыльника *Zea mays* (на 6 стадиях в связи с проблемой мужской стерильности) анализируются в работе S.-L. Lee и H. Warmke (1979).

В связи со сказанным выше в задачу настоящей работы, результаты которой будут опубликованы в серии статей, входит изучение качественных и в особенности количественных преобразований всех компонентов клеток различных тканей листа на протяжении всего их жизненного цикла на примере одного растения *Populus deltoides*. Предполагается дать количественную характеристику процессов биогенеза и элиминации всех органелл, качественную характеристику изменения строения и распределения клеточных компонентов, ведущих в совокупности к появлению тканеспецифических различий клеток. Наконец, предстоит выяснить, имеются ли общие и тканеспецифические изменения количественных признаков клеток на завершающем этапе их жизненного цикла — при старении.

В 1-й статье настоящей серии приводится качественная и количественная характеристика клеток разных зон апикальной меристемы побега и листовых бугорков тополя дельтовидного. Во 2-й статье будут описаны ультраструктурные преобразования клеток палисадного мезофилла в ходе роста листа, в 3-й (которая будет помещена в журнале «Цитология») — в ходе осеннего старения. В последующих статьях предполагается осветить изменения клеток проводящих и покровных тканей листа этого же растения.

Как известно, все типы специализированных клеток в конечном счете происходят из довольно однородной по ультраструктуре апикальной меристемы. Анализу количественных признаков ультраструктуры клеток апикальной меристемы вегетативного побега посвящено довольно много работ. Чаще всего изучали (с разной степенью подробности) изменение количественных признаков ультраструктуры по зонам апекса на разных стадиях онтогенеза растения, начиная от прорастания и вегетативного роста (Anton-Lamprecht, 1967; Lyndon, Robertson, 1976; Аветисова, Васин, 1979; Аветисова, Чельцова, 1979; Mauseth, 1980, 1981a, b, 1982b; Bendich, Gauriloff, 1984; Скупченко, 1985; Robertson et al., 1995, и др.) и заканчивая переходом к цветению (Havelange et al., 1974; Lin, Gifford, 1976; Havelange, 1980; Скупченко, 1985; Kanchanapoom, Thomas, 1987a, b), в активном и покоящемся состоянии (Berggren, 1984, 1985). В связи с задачами настоящей работы особый интерес имеет статья R. Lyndon и E. Robertson (1976), так как в ней приведены количественные ультраструктурные характеристики (кроме линейных размеров органелл) всех компонентов (за исключением рибосом) всех зон апикальной меристемы вегетативного побега *Pisum sativum* и анализируются они под углом зрения заложения листьев.

Сравнительный анализ имеющихся данных по парциальному объему компонентов клеток вегетативных апексов побегов у 7 видов растений (медленно растущего многолетнего кактуса *Echinocereus engelmannii* (Mauseth, 1981a); быстрорастущего кактуса *Trichocereus pachanoi* (Mauseth, 1982b); однолетних трав *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1976), *Sinapis alba* (Havelange et al., 1974) и *Nicotiana tabacum* (Kanchanapoom, Thomas, 1987a, b); кустарника *Salix purpurea* (Berggren, 1984); хвойного дерева *Picea obovata* (Скупченко, 1985)) показывает, что между ними имеются как сходство в отдельных количественных параметрах апикальной меристемы вегетативного побега, так и определенные различия (в степени вакуолизации, ядерно-цитоплазматическом отношении, доле ядра, пластид, митохондрий и диктиосом). При этом зоны (центральная и периферическая) и слои в каждой зоне меристемы у одних видов различаются по одним количественным признакам, у других — по другим. Например, у *Salix purpurea* (Berggren, 1984) протодерма в центральной и периферической зонах достоверно различается по парциальному объему ядра, тогда как у *Nicotiana tabacum* (Kanchanapoom, Thomas, 1987b) и *Trichocereus pachanoi* (Mauseth, 1982b) объем, занимаемый ядром, во всех зонах апекса сходен (38—44 % и 23—26 % соответственно).

У *Pisum sativum* объем хондриома приблизительно равен объему пластидома,

существенной разницы по этим показателям между разными зонами и клеточными слоями апекса не наблюдается (Lyndon, Robertson, 1976). У *Salix purpurea* объем хондриома существенно выше, чем объем пластидома, причем в протодерме периферической зоны эта разница более чем 3.5-кратная, а в протодерме центральной зоны — менее чем 2-кратная (Berggren, 1984). У *Trichocereus pachanoi* объем хондриома также выше объема пластидома, однако разницы между зонами апекса по этому признаку не наблюдается: во всех зонах объем хондриома превосходит объем пластидома в 2.3—2.5 раз (Mauseth, 1982b). В то же время у 4 видов из 3 родов исследованных тыквенных (Bendich, Gauriloff, 1984) апикальная меристема вегетативного побега по количественным признакам компонентов клеток оказалась практически одинаковой.

Следует отметить, что в работах по морфометрии клеток апикальной меристемы мало внимания уделяется их качественным признакам. Между тем детальной характеристики качественных признаков клеток апикальной меристемы, как ни странно, до сих пор не опубликовано. Вообще описанию ультраструктуры клеток апекса побега посвящено сравнительно немного работ (Gifford, Stewart, 1967; Данилова, Кашина, 1980; Sawhney et al., 1981; Sekhar, Sawhney, 1985; Robertson et al., 1985, и др.). Настоящая статья в какой-то степени восполняет и этот пробел.

Материал и методика

Исследовали апикальную меристему интенсивно растущих вегетативных побегов *Populus deltoides* Marsh. Материал собирали в конце мая с удлинённых побегов отдельно стоящего на берегу канала (Санкт-Петербург) старого (около 70 лет) мужского экземпляра. Черенки от него были высажены в 70 км южнее С.-Петербурга. С полученных от них порослевых побегов материал брали в начале августа.

Фиксацию проводили при комнатной температуре в 3 %-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере в течение 6 ч, затем в 1 %-м растворе четырехоксида осмия. Блоки заключали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе Хитачи-600. Фотографировали произвольно взятые клетки.

На снимках определяли парциальный объем 10 компонентов клеток и 7 компонентов пластид, линейные размеры клеток и органелл, а также частоту встречаемости на срезах вакуолей, ядра, пластид, митохондрий, пероксисом, диктиосом и пластоглобул; число цитоплазматических и пластидных рибосом на 1 мкм² среза цитозоля и стромы пластид соответственно; площадь срезов клеток и пластид; число плазмодесм на 1 мкм периметра среза оболочки клетки. Парциальный объем компонентов клеток и компонентов пластид получали с помощью прозрачных трафаретов с прерывистыми линиями и регулярным шагом 1.0, 1.5 и 2.0 см (Weibel, 1969; Steer, 1981). Величину шага подбирали так, чтобы даже самая мелкая структура на снимке попала на линию и была учтена. Для определения площади среза клеток и пластид (в мкм²) использовали тестовую сетку с квадратами 1 × 1 см, подсчитывали на снимках число входящих в срез клетки квадратов и соразмеряли его с увеличением снимков.

Полученные данные использовали для расчета объема клеток; общего объема клеточных компонентов и компонентов пластид; объема 1 пластиды, митохондрии, пероксисомы, диктиосомы; числа этих органелл на клетку; числа пластоглобул на пластиду и клетку; числа плазмодесм на 1 мкм² площади плазмалеммы и на всю клетку.

Для определения парциального объема, числа на срез клетки и линейного размера клеточных компонентов (за исключением диктиосом и пероксисом), числа плазмодесм на 1 мкм длины оболочки клеток, а также для определения площади среза клеток использовали электронно-микроскопические снимки с увеличением в 12—15 тыс. раз. Линейные размеры диктиосом и пероксисом, площадь среза пластид, количественные параметры внутренней структуры пластид, частоту встречаемости цитоплазматических и пластидных рибосом определяли на отпечатках с увеличением

в 60—70 тыс. раз. По каждой зоне апекса и клеточному типу исследовали не менее 40 срезов клеток 6 апексов побега (для 4 из них анализировали и листовые бугорки). Полученные данные обрабатывали статистически. Для каждого параметра количество повторностей варьировало от 30 до 50. Ошибку среднего арифметического определяли по формуле (Бейли, 1964)

$$m = \frac{\sigma}{n},$$

где m — ошибка среднего арифметического, σ — среднее квадратичное отклонение, n — число повторностей.

Объем клеток определяли умножением объема ядра на его парциальный объем. Объем клеточных компонентов на 1 клетку рассчитывали умножением объема клетки на парциальный объем данного компонента. Средний объем ядра, 1 пластиды, митохондрии и пероксисомы вычисляли по формуле объема эллипсоида, объем диктиосомы — по формуле укороченного цилиндра, используя средние линейные размеры данной органеллы.

Среднее число органелл в клетке (N) подсчитывали по формуле (Weibel, 1969)

$$N = V_{\text{цит}} \cdot \left(\frac{n}{S_{\text{цит}}} \right)^{3/2} \cdot \frac{1}{\sqrt{V/V_{\text{орг}}}} \cdot \frac{1}{\beta},$$

где $V_{\text{цит}}$ — средний объем цитоплазмы на клетку, мкм^3 , n — число органелл на срез клетки, $S_{\text{цит}}$ — средняя площадь среза цитоплазмы клетки, мкм^2 , $V/V_{\text{орг}}$ — парциальный объем органеллы по отношению к цитоплазме, β — коэффициент формы органеллы, определяемый по соотношению ее линейных размеров.

Число рибосом в 1 мкм^3 цитозоля или стромы пластиды вычисляли умножением числа рибосом в 1 мкм^2 среза на 13.3 (число срезов толщиной 0.075 мкм в 1 мкм). Число цитоплазматических и пластидных рибосом на клетку определяли умножением их числа в 1 мкм^3 на объем соответственно цитозоля или стромы.

Частоту плазмодесм на 1 мкм^2 (F) рассчитывали по формуле (Robins, Juniper, 1980)

$$F = \frac{N}{T + 1.98r},$$

где N — число плазмодесм на 1 мкм периметра клеточной оболочки, T — толщина среза (0.075 мкм), r — радиус плазмодесмы (0.017 мкм). Общее число плазмодесм на клетку определяли умножением их числа в 1 мкм^2 на площадь поверхности плазмалеммы клетки.

Площадь поверхности плазмалеммы (S) клетки определяли по формуле

$$S = \frac{4V \left(\frac{d}{4} + h \right)}{d \cdot h},$$

где V — объем, d — диаметр и h — высота клетки, мкм (при этом форму клетки принимали как цилиндрическую). Для определения площади плазмалеммы клеток протодермы из площади поверхности клетки вычитали площадь ее у наружной стенки, в которой нет плазмодесм.

Результаты и обсуждение

Апикальная меристема побега *Populus deltoides* (см. рисунок) небольшая (диаметр в основании в минимальной фазе пластохрона составляет в среднем 85 мкм , в максимальной фазе — 130). Она почти плоская (высота в минимальной фазе не превышает 7 мкм) и состоит из протодермы, клетки которой делятся антиклинально, и 2—3 слоев расположенных под ней невакуолизованных клеток, делящихся в разных плоскостях. Глубже располагаются вакуолизованные клетки, дающие сердцевину стебля (эти клетки мы не изучали). Дифференциация меристемы на цент-

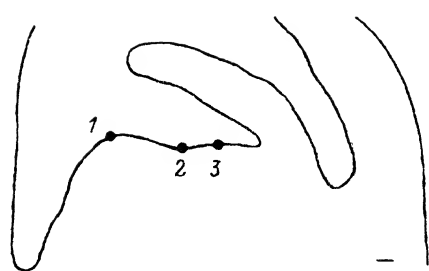


Схема строения апекса побега *Populus deltoides* на продольном срезе.

1 — листовая бугорка, 2 — периферическая зона, 3 — центральная зона. Масштабная линейка — 20 мкм.

ральную (инициальную, по: Нага, 1995) и периферическую зоны не выражена. Изученные нами апексы по размерам и структуре сходны с таковыми растений того же вида, произрастающих на родине в США (Bostack, 1993).

Зоны (центральная, периферическая, листовая бугорка) и слои (протодерма и 2—3-й слои) апикальной меристемы побега *Populus deltoides* не различаются по качественным признакам структуры клеток, однако по количественным признакам

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем компонентов клеток апикальной меристемы побега по зонам и слоям в мае и августе, %

Компоненты клеток	Май					
	центральная зона		периферическая зона		листовая бугорка	
	1	2	1	2	1	2
Оболочка	11.5±1.1	6.3±0.5	9.2±1.0	6.2±0.5	8.2±0.8	7.4±0.3
Вакуоли	6.7±1.5	7.4±0.8	6.7±1.9	10.2±2.0	6.2±1.2	4.7±0.5
Ядро	23.4±4.2	26.6±2.3	28.7±2.2	26.2±3.0	25.1±1.8	24.3±1.8
Цитоплазма	58.5±3.0	59.7±2.0	55.5±2.5	57.5±2.9	60.5±1.7	63.6±1.8
пластиды	4.8±0.9	3.5±0.4	3.7±0.6	2.4±0.4	3.7±0.7	3.9±0.3
митохондрии	4.1±0.5	3.5±0.3	3.5±0.4	3.3±0.2	3.2±0.3	4.6±0.3
пероксисомы	0.08±0.08	0.1±0.1	0.1±0.1	0.1±0.1	0.10±0.07	0.10±0.04
диктиосомы	0.4±0.2	0.8±0.1	0.4±0.1	0.7±0.2	0.5±0.1	0.6±0.1
ретикулум	0.9±0.4	1.3±0.2	1.0±0.2	0.8±0.2	0.8±0.1	1.2±0.2
липидные капли	1.6±0.4	1.5±0.3	0.8±0.2	0.8±0.3	0.6±0.2	0.6±0.1
цитозоль	46.5±2.7	49.1±2.0	46.0±2.0	51.6±3.3	51.8±1.6	52.7±1.6

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Компоненты клеток	Август			
	центральная зона		периферическая зона	
	1	2	1	2
Оболочка	11.1±0.9	6.4±0.3	11.1±0.4	7.8±0.5
Вакуоли	6.8±1.3	9.2±1.3	6.9±0.7	6.2±0.8
Ядро	19.8±2.4	25.8±1.8	19.9±2.8	26.0±3.2
Цитоплазма	61.9±2.3	58.7±1.7	62.0±2.4	60.1±2.6
пластиды	2.6±0.9	3.1±0.2	3.9±0.4	3.8±0.4
митохондрии	4.4±0.3	4.2±0.2	5.5±0.4	5.3±0.7
пероксисомы	0.06±0.04	0.04±0.03	0.06±0.05	0.09±0.04
диктиосомы	0.7±0.1	0.6±0.1	0.6±0.1	0.8±0.2
ретикулум	1.7±0.3	1.6±0.1	1.6±0.2	1.3±0.2
липидные капли	0.7±0.2	0.6±0.1	0.5±0.1	0.60±0.13
цитозоль	51.7±2.5	48.5±1.8	49.9±2.4	48.3±2.1

Примечание. 1 — протодерма, 2 — 2—3-й слои.

ТАБЛИЦА 2

Объем клеток и их компонентов в апикальной меристеме побега по зонам и слоям в мае и августе, мкм³

Компоненты клеток	Май						Август			
	центральная зона		периферическая зона		листовой бугорок		центральная зона		периферическая зона	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Вся клетка	365.0	365.4	367.2	402.4	429.0	331.0	385.6	388.8	374.8	370.8
Оболочка	42.0	22.9	33.9	24.8	35.2	24.3	42.7	24.7	41.8	28.8
Вакуоли	24.3	27.1	24.4	41.1	26.6	15.7	26.4	35.6	26.0	22.8
Ядро	85.3	97.3	105.3	105.4	107.6	80.5	69.1	100.4	68.1	96.5
Цитоплазма	213.4	218.1	203.6	231.5	259.6	210.5	238.8	228.1	232.4	222.7
пластиды	17.4	12.9	13.7	9.7	15.7	12.9	10.1	12.2	14.8	14.0
митохондрии	15.0	12.9	12.8	13.2	13.5	15.1	17.1	16.6	20.5	19.5
пероксисомы	0.3	0.4	0.2	0.5	0.4	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3
диктиосомы	1.6	2.9	1.5	2.7	2.2	2.0	2.7	2.2	2.4	2.8
ретикулум	3.4	2.6	3.6	3.3	3.3	3.9	6.3	6.1	5.8	4.8
липидные капли	5.9	5.4	2.8	3.1	2.4	1.9	2.8	2.4	1.7	2.2
цитозоль	169.8	179.2	169.0	207.5	222.1	174.3	199.4	188.6	187.0	179.1

Примечание. 1 — протодерма, 2 — 2—3-й слой.

(хотя бы по одному, табл. 1—5) такие различия выявляются, так же как и для других растений (*Echinocereus* — Mauseth, 1980, 1981a; *Trichocereus* — Mauseth, 1982b; *Pisum* — Lyndon, Robertson, 1976; *Picea* — Скупченко, 1985). Видны четкие различия между меристематическими клетками в мае и августе: в конце лета количество гранулярного эндоплазматического ретикулума меньше (табл. 2), пластиды и митохондрии крупнее (в основном за счет увеличения длины, табл. 3), но число их на 1 клетку (табл. 4) ниже, парциальный объем митохондрий выше (табл. 1).

Определенные закономерности (которые могли бы указывать на различную активность) в распределении значений количественных признаков компонентов клеток по зонам и слоям апикальной меристемы тополя не прослеживаются. Так, в мае наиболее вакуолизированы клетки 2—3-го слоев периферической зоны, наименее — клетки 2—3-го слоев бугорка (табл. 1). Наибольший объем занимают пластиды в клетках протодермы центральной зоны в мае, наименьший — в клетках 2—3-го слоев периферической зоны в это же время. Максимальный объем хондриома наблюдается в клетках протодермы периферической зоны в августе, минимальный — в таких же клетках в мае, при этом в первом случае митохондрий больше, чем пластид, а во втором — меньше (табл. 2). Частично эти различия объясняются различиями в объеме клеток.

Клетки апикальной меристемы побега у *Populus deltoides* мелкие, по объему (табл. 2) заметно мельче, чем у 4 представителей сем. *Cucurbitaceae* (435—495 мкм³) (Bendich, Gauriloff, 1984), *Pisum sativum* (448—490 мкм³) (Lyndon, Robertson, 1976) и особенно *Adonis aestivalis* (2877 мкм³ в центральной зоне и 924 — в периферической) (Lin, Gifford, 1976). По другим исследованным видам данные об объемах клеток апекса не приводятся. У *Nicotiana tabacum* средняя площадь среза клетки в центральной зоне апикальной меристемы составляет около 100 мкм² (Kanchanapoom, Thomas, 1987b), тогда как у *Populus deltoides* она колеблется в зависимости от зоны или слоя клеточной меристемы от 51 до 66 мкм².

Почти половину объема клеток занимает цитозоль (табл. 1), насыщенный свободными рибосомами, что согласуется с основной ролью меристематических клеток — продукцией живой материи. Наиболее богаты рибосомами (15 000 на 1 мкм³) клетки 2—3-го слоев листового бугорка — источника мезофилла. Следует отметить, что полученные для тополя величины в несколько раз ниже тех, которые были опреде-

ТАБЛИЦА 3

Величина оргanelл в клетках апикальной меристемы побега по зонам и слоям в мае и августе

Зоны, слои	Органеллы					
	пластиды			митохондрии		
	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 пластиды, мкм ³	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 митохондрии, мкм
	большой	меньший		большой	меньший	
Май						
Центральная зона						
протодерма	1.1±0.1	0.50±0.03	0.13	0.60±0.04	0.30±0.01	0.04
2—3-й слои	1.0±0.1	0.40±0.01	0.09	0.60±0.19	0.30±0.01	0.05
Периферическая зона						
протодерма	1.1±0.1	0.40±0.02	0.08	0.60±0.03	0.30±0.01	0.04
2—3-й слои	1.0±0.1	0.40±0.03	0.08	0.70±0.11	0.30±0.01	0.05
Листовой бугорок						
протодерма	1.0±0.1	0.40±0.02	0.06	0.60±0.04	0.30±0.02	0.05
2—3-й слои	1.0±0.1	0.40±0.01	0.07	0.60±0.02	0.40±0.01	0.06
Август						
Центральная зона						
протодерма	1.4±0.1	0.60±0.06	0.23	1.3±0.1	0.40±0.03	0.18
2—3-й слои	1.2±0.1	0.40±0.02	0.09	1.1±0.1	0.40±0.02	0.14
Периферическая зона						
протодерма	1.4±0.1	0.40±0.03	0.14	1.1±0.1	0.40±0.02	0.14
2—3-й слои	1.4±0.1	0.40±0.02	0.14	1.2±0.1	0.40±0.02	0.15

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Зоны, слои	Органеллы					
	пероксисомы			диктиосомы		
	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 перокси-сомы, мкм ³	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 диктио-сомы, мкм ³
	больший	меньший		больший	меньший	
Май						
Центральная зона						
протодерма	0.4±0.1	0.20±0.06	0.008	0.90±0.02	0.20±0.01	0.09
2—3-й слои	0.4±0.2	0.20±0.05	0.008	0.80±0.09	0.10±0.03	0.06
Периферическая зона						
протодерма	0.5±0.2	0.30±0.01	0.020	0.80±0.02	0.10±0.01	0.06
2—3-й слои	0.4±0.1	0.20±0.02	0.008	0.80±0.78	0.10±0.12	0.06
Листовой буторок						
протодерма	0.4±0.2	0.20±0.01	0.008	0.80±0.03	0.10±0.01	0.07
2—3-й слои	0.4±0.1	0.20±0.01	0.007	0.80±0.01	0.20±0.01	0.08

ТАБЛИЦА 4

Число органелл в клетках апикальной меристемы побега по зонам и слоям в мае и августе

Зоны, слои	Органеллы							
	пластиды		митохондрии		пероксисомы		диктиосомы	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Май								
Центральная зона								
протодерма	5.5±0.5	30	11.1±1.4	99	0.3±0.2	3	1.7±0.6	10
2—3-й слои	5.7±0.4	37	10.5±0.7	104	0.5±0.1	7	1.8±0.3	8
Периферическая зона								
протодерма	6.2±1.0	39	12.6±1.4	155	0.4±0.2	8	1.8±0.3	12
2—3-й слои	5.1±0.4	36	10.7±1.1	112	0.5±0.3	6	2.4±0.4	11
Листовой буторок								
протодерма	7.8±0.9	52	12.2±1.4	129	0.5±0.3	6	1.2±0.2	5
2—3-й слои	6.5±0.3	44	12.1±0.7	120	0.5±0.1	6	1.6±0.2	8
Август								
Центральная зона								
протодерма	4.8±0.7	20	6.8±0.7	20	0.3±0.1		2.2±0.4	
2—3-й слои	6.2±0.6	25	6.5±0.5	22	0.1±0.1		2.0±0.2	
Периферическая зона								
протодерма	3.5±0.4	9	7.1±0.6	21	0.3±0.1		1.6±0.2	
2—3-й слои	4.5±0.4	11	6.4±0.4	14	0.2±0.1		1.6±0.2	

Примечание. 1 — на срез клетки, 2 — на всю клетку.

лены для клеток апикальной меристемы *Adonis aestivalis*: 49.7 тыс. на 1 мкм³ цитозоля клеток периферической зоны и 27.7 тыс. — центральной зоны (Lin, Gifford, 1976).

На втором месте по объему (после цитозоля) во всех исследованных зонах и слоях клеток меристемы тополя находится ядро, которое занимает около 1/4 их клеточного объема (табл. 1 и 2), поэтому ядерно-цитоплазматическое отношение высокое, в среднем 1 : 2. При этом между зонами и слоями апекса в количественных характеристиках ядра наблюдаются некоторые различия, что может объясняться разной продолжительностью митотического цикла в них и соответственно разной долей клеток с растущими ядрами. Для сравнения: у *Trichocereus pachanoi* парциальный объем ядра по зонам и слоям клеток апекса побега колеблется в пределах 23—26 % (Mauseth, 1982b); у *Echinocereus engelmannii* колебания несколько выше: в протодерме центральной зоны 22.5 %, периферической — 34.3, во 2—3-м слоях центральной зоны — 28.3, периферической — 36.2 % (Mauseth, 1981a). У *Pisum sativum* парциальный объем ядра значительно выше: такой же (35—37 %), как и объем цитозоля (Lyndon, Robertson, 1976). Еще большую (около 38 %) долю протопласта занимает ядро в клетках апикальной меристемы побега *Nicotiana tabacum* (Kanchaparam, Thomas, 1987b), *Salix purpurea* (Berggren, 1984), *Sinapis albus* (Havelange et al., 1974) и *Picea obovata* (Скупченко, 1985). По абсолютному объему меристематические ядра *Populus deltoides* (табл. 2) близки к таковым (77—90 мкм³) 4 видов из сем. *Cucurbitaceae* (Bendich, Gauriloff, 1984), но значительно мельче, чем ядра *Pisum sativum* (156—183 мкм³) (Lyndon, Robertson, 1976).

Почти половину (46 %) объема ядра занимает ядрышко, в котором гранулярный компонент располагается снаружи от фибриллярного комплекса и пронизывает все

ТАБЛИЦА 5

Число плазмодесм в клетках апикальной меристемы побега по зонам и слоям в мае и августе

Число плазмодесм	Май				Август			
	центральная зона		листовой буторок		центральная зона		периферическая зона	
	1	2	1	2	1	2	1	2
На 1 мкм периметра клеточной оболочки	0.49±0.051	0.56±0.053	0.41±0.048	0.56±0.092	0.35±0.042	0.45±0.026	0.33±0.035	0.47±0.025
На 1 мкм ² поверхности оболочки	4.47	5.11	3.74	5.11	3.20	4.22	3.01	4.29
На всю клетку	1100	1600	1087	1316	832	1276	758	1238

Примечание. 1 — протодерма, 2 — 2—3-й слой.

тело ядрышка (Васильев, 1989). Ядрышки такого строения считаются самыми активными.

Клеточная оболочка и вакуоли делят третье—четвертое места, занимая по отдельности менее 1/10 объема клетки (табл. 1—2).

Толщина и структура оболочки в разных зонах и слоях меристемы в мае и августе одинаковы, за исключением несколько утолщенной наружной стенки клеток протодермы. Клеточные оболочки гранулярно-фибриллярные, иногда с неровным контуром (четковидные), очень тонкие. Толщина их находится за пределами разрешающей способности светового микроскопа, составляет в среднем 0.07 мкм (0.03—0.15). Наружная стенка клеток протодермы в 2 раза толще, кроме того она покрыта тончайшим (0.03 мкм) слоем кутикулы гомогенной структуры. Такие же показатели оболочки у клеток апикальной меристемы побега гороха (Lyndon, Robertson, 1976). Другие авторы количественные данные оболочки клеток меристемы не изучали.

Плазмодесмы (всегда простые, неветвистые, одинакового диаметра по всей их длине) образуются на всех стенках клеток за исключением наружной, располагаясь на срезах поодиночке или по 2—3 без видимого порядка, плазмодесменные поля не образуются. Частота плазмодесм по зонам и слоям клеток апикальной меристемы варьирует (табл. 5). Для апикальной меристемы побега информация о частоте плазмодесм в литературе нам не известна, поэтому для сравнения приведем имеющиеся данные о частоте плазмодесм на 1 мкм² площади оболочки клеток апикальной меристемы корня: *Raphanus sativus* — 8.7 ± 1.1 , *Sorghum vulgare* — 10.2 ± 3.4 , *Zea mays* — 3.1 ± 0.2 , *Trifolium repens* — 6.3 ± 0.7 (Seagull, 1983), *Lepidium sativum* — 10.1 (Gunning, Steer, 1996), т. е. весьма близкие к *Populus* величины. Клетки инициали корневого чехлика *Zea mays* содержат в продольной стенке 4.5, в поперечной — 15 плазмодесм на 1 мкм² (Juniper, French, 1970).

У плазмалеммы со стороны цитоплазмы иногда можно видеть небольшие (из 2—5) группы кортикальных микротрубочек. Хотя в группе микротрубочки параллельны друг другу, в разных группах на разных стенках и даже на одной стенке они могут располагаться под разными углами.

По степени вакуолизации клеток (табл. 1) из изученных видов ближе всего к тополю стоит ива: 5.3 % в протодерме периферической зоны, 6.2 % в центральной и 9 % в корпусе (Berggren, 1984). По этому признаку в целом апикальная меристема побега тополя занимает (вместе с ивой) промежуточное положение между, с одной

стороны, значительно более вакуолизированной (от 9 до 36 %) меристемой *Echinocereus* (Mauseth, 1981a), *Trichocereus* (Mauseth, 1982b), *Nicotiana* (Kanchanaroom, Thomas, 1987a, b) и, с другой стороны, меристемой *Pisum*, у которого объем вакуола колеблется от 7.7 мкм³ во 2—3-м слоях клеток периферической зоны до 0.2 мкм³ во 2—3-м слоях листового бугорка, составляя менее 1 % объема клетки (Lyndon, Robertson, 1976). Размах варьирования по зонам и слоям у тополя значительно ниже, чем у остальных исследованных видов.

Размеры, форма и число вакуолей на срезе клетки широко варьируют. В среднем на срезе клетки протодермы встречаются 6.6 вакуолей (от 1 до 11) со средним линейным размером 1.3 × 0.8 мкм, в клетках 2—3-го слоев — 7.7 (3—20) размером 1 × 0.7 мкм. При этом если вакуолей мало, то они крупные (до 6 мкм), если много — то мелкие (0.2 мкм). Мелкие вакуоли часто располагаются группами таким образом, что их тонопласты контактируют. Вероятно, крупные вакуоли по крайней мере частично образуются за счет слияния мелких. Для сравнения: у *Nicotiana tabacum* частота встречаемости вакуолей на срезе клетки апикальной меристемы побега составляет в среднем 8.8 (Kanchanaroom, Thomas, 1987a).

У тополя форма вакуолей на срезе чаще эллиптическая, реже удлинённая или неправильная. Вакуолярное содержимое обычно прозрачно (см. таблицу-вклейку), реже в нем различим фибриллярный материал и мелкие (0.05 мкм) темные гранулы (обычно по 1 на срез). Последние похожи на гранулы полифосфатов грибных клеток. Вакуоли, как правило, лишены осадка танинов. Иногда встречаются автофаговые вакуоли, содержащие остатки мембран в виде миелиновых фигур, пузырьков и трюбочек.

Объем, занимаемый в клетках апикальной меристемы тополя пластидами и митохондриями вместе, не превышает 10 % (табл. 1, 2), причем доля митохондрий в позднелетней меристеме достоверно выше доли пластид, в раннелетней эта разница не достоверна. Для сравнения: из 12 исследованных ранее видов растений у *Triticum aestivum* доля митохондрий (около 9 % от объема цитоплазмы) в апикальной меристеме вегетативного побега примерно в 3 раза выше доли пластид (Аветисова, Васин, 1979). У других 6 видов она была также выше, но разница меньше: 6.4 и 5.8 % у *Echinocereus engelmannii*, 6.9 и 2.8 % у *Trichocereus pachanoi* (Mauseth, 1982b), 7.6 и 4.7 % у *Salix purpurea* (Berggren, 1984), по 6 и 5 % у *Citrullus vulgaris* и *Cucumis melo*, 5 и 4 % (24 и 17 мкм³ на клетку соответственно) у *Cucurbita pepo* (Bendich, Gauriloff, 1984). У 3 видов пластиды и митохондрии занимали практически одинаковый объем в меристематической клетке: соответственно 3.6 и 3.4 % у *Nicotiana tabacum* (Kanchanaroom, Thomas, 1987a, b), 5.3 и 5.6 % у *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1976), по 5 % (по 22 мкм³ на клетку) у *Cucumis sativus* (Bendich, Gauriloff, 1984). У 2 видов объем пластид в клетке превышал объем митохондрий: 3 и 2 % соответственно у *Sinapis alba* (Havelange et al., 1974), 6.4 и 3.8 % у *Picea obovata* (Скупченко, 1985).

Как видно из приведенных цифр, тополь по парциальному (а также и общему на клетку) объему пластид и митохондрий в апикальной меристеме побега стоит ближе всего к табаку, гороху и огурцу. Интересно отметить, что, по нашим данным, при заложении листа на апексе объем пластид и митохондрий на клетку не увеличивается (табл. 1, 2), что наблюдается также и в апикальной меристеме гороха (Lyndon, Robertson, 1976). Линейные размеры пластид на срезе клеток раннелетней меристемы достоверно выше, чем митохондрий; в позднелетней меристеме эта разница не достоверна, причем в августе по сравнению с маем существенно увеличиваются средние длина и объем обеих органелл (табл. 3). Сходные с августовскими линейные размеры (1.7 × 0.3 мкм) имеют митохондрии туники *Echinocereus* (Mauseth, 1980). Объем 1 пластиды у *Populus* в раннелетнем материале немного выше, чем объем 1 митохондрии, в позднелетнем он такой же или даже меньший.

Для сравнения, в клетках апикальной меристемы *Trichocereus pachanoi* в зависимости от зоны расчетный объем 1 пластиды составляет 2.5—4.6 мкм³, 1 митохондрии — 2.4—3.9 (Mauseth, 1982b), а *Pisum sativum* — 0.21—0.25 и 0.21—0.26 мкм³

соответственно (Lyndon, Robertson, 1976), т. е. выше, чем у *Populus*. Следует отметить, что для тополя объем одной органеллы подсчитывали, исходя из линейных размеров и формы органелл, тогда как у 2 указанных видов его получали делением общего объема данных органелл в клетке на расчетное число органелл в клетке. Если применить такой способ к тополю, то полученные значения окажутся существенно выше (для пластид — от 0.29 до 1.64, для митохондрий — от 0.08 до 1.42 мкм³). Для клеток спорогенной ткани и тапетума пыльника на меристематической стадии объем одной пластиды, рассчитанный по формуле объема эллипсоида, составлял 0.6 и 0.5 мкм³, одной митохондрии — 0.17 и 0.07 мкм³ соответственно (Lee, Warmke, 1979). Для клеток апикальной меристемы корня *Spinacia oleracea* объем одной пластиды рассчитывали по серийным срезам, умножая площадь срезов пластиды на их число и толщину (Chaly, Possingham, 1981). Оказалось, что объем одной пластиды, имеющей стержневидную или яйцевидную форму, составляет 3—4 мкм³, линейные размеры 1.4 × 0.6 мкм.

У *Populus deltoides* частота встречаемости митохондрий на срезе клетки в мае приблизительно в 2 раза больше, чем пластид (табл. 4), столько же, сколько и на срезе клетки центральной зоны (11 и 5 соответственно) апикальной меристемы *Nicotiana tabacum* (Kanchanaroom, Thomas, 1987b). В августе разница уменьшается за счет существенного снижения частоты митохондрий и небольшого — пластид. По расчетному числу на 1 клетку в начале лета митохондрии приблизительно в 3 раза превышают пластиды, в конце лета разница становится незначительной. При этом сокращается число обоих типов органелл, но сильнее — митохондрий (табл. 4).

Интересно отметить, что при заложении листа число пластид в клетке в отличие от их величины несколько возрастает, что характерно также для апекса *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1976), но не отмечено для *Epilobium hirsutum* (Anton-Lamprecht, 1967). Так, в центральной зоне апекса *Pisum sativum* расчетное число пластид составляет 11, митохондрий — 58; в листовом бугорке — 16 и 85 соответственно, т. е. абсолютное число несколько меньше, чем у *Populus deltoides*, а отношение «митохондрии : пластиды» больше (более 5). По расчетам одна клетка периферической зоны меристемы *Trichocereus pachanoi* содержит 35 пластид и 48 митохондрий, центральной зоны — 6 и 33 соответственно (Mauseth, 1982b). У *Epilobium hirsutum* точное (подсчитанное на основании анализа серийных срезов 48 интерфазных и 28 телофазных клеток 2—3-го слоев всех зон меристемы) число пластид колеблется от клетки к клетке от 6 до 27 (среднее 11), митохондрий — от 28 до 138 (среднее 60), причем, как и у *Trichocereus pachanoi*, большие значения наблюдаются для периферической, чем для центральной зоны.

У *Citrullus vulgaris* и *Cucumis melo*, как показывает трехмерная реконструкция по серийным срезам, в клетке меристемы побега содержится 7—8 крайне разветвленных митохондрий (митохондриальный ретикулум) (Bendich, Gauriloff, 1984). Для *Arabidopsis thaliana* приводимое среднее число пластид, имеющих эллипсоидальную форму с осями 1.2 × 0.7 мкм и встречающихся по 4 на срезе клетки, составляет 14 (Robertson et al., 1995). Наконец, в клетках семидолей зародыша *Phaseolus vulgaris* на ранней стадии развития расчетное число пластид составило 5.5, митохондрий — 33 (Briarty, 1980b). Из приведенных для сравнения цифр вытекает, что клетки меристемы побега *Populus deltoides* содержат несколько больше пластид и митохондрий, чем у других изученных видов, но порядок значений — тот же.

Меристематические пластиды («пропластиды», «эопласты») чаще встречаются вокруг ядра, на срезе клеток они имеют разнообразную форму — эллипсоидную, округлую, удлинненно-изогнутую, неопределенную (см. таблицу-вклейку). Иногда можно наблюдать, как от более массивного «тела» пластиды отходит тонкий отросток. Небольшая часть срезов пластид содержит чашевидные инвагинации.

В пластидах преобладает строма, составляющая почти 3/4 объема пластиды (включая объем оболочки — 1/10). Она электронно-плотная и насыщена рибосомами. Так, в клетках 2—3-го слоев листовых бугорков частота распределения пластидных рибосом составляет в среднем 425.9 ± 24.5 на 1 мкм² стромы. В пересчете на всю

клетку это дает 36 000, т. е. значительно меньше, чем цитоплазматических рибосом. В стромах встречаются мелкие (0.08 ± 0.01 мкм в диам.) пластоглобулы, число которых в среднем составляет 1.1 ± 0.3 на срез пластиды и 8.5 на всю пластиду, иногда небольшие ($0.2\text{—}0.3$ мкм) крахмальные зерна и светлые зоны с фибриллами ДНК. Внутренняя мембранная система пластид представлена главным образом одиночными тилакоидами неправильной формы (искривленными, варьирующей толщины). Часть тилакоидов расширена и заполнена электронно-плотным материалом. В редких случаях образуются узкие мелкие (из 3—4 прямых тилакоидов) граны. Небольшие граны отмечены также для пластид клеток апикальной меристемы *Chenopodium album* и *Nicotiana tabacum* (Gifford, Stewart, 1967). Периферический пластидный ретикулум меристематических пластид *Populus deltoides* представлен редкими пузырьками и трубочками, связанными с внутренней мембраной оболочки пластиды. Доля этого ретикулума (3.2 %) несколько меньшая, чем доля одиночных тилакоидов (5 %).

Митохондрии распределены по цитоплазме без видимого порядка. Форма их на срезе обычно овальная или округлая, реже удлинённая, более правильная, чем форма пластид. Плотность митохондриального матрикса обычно такая же, как и цитозоля, и заметно ниже плотности строма пластид (см. таблицу-вклейку). Матрикс содержит несколько рибосом (5—10 на срезе органеллы), иногда светлую зону с фибриллами митохондриальной ДНК, редко 1—3 интрамитохондриальные гранулы. Кристы митохондрий имеют неправильную, варьирующую форму, они довольно короткие, беспорядочно ориентированные, в числе 5—15 (в среднем 9.1) на срезе органеллы.

В клетках апикальной меристемы побега тополя довольно сильно развит гранулярный эндоплазматический ретикулум (табл. 1, 2), мембраны которого равномерно и густо покрыты рибосомами. Гранулярный ретикулум особенно обилен в позднелетнем материале. Правда, у *Pisum sativum* объем ретикулума еще больше — 6—7 % (Lyndon, Robertson, 1976). У *Triticum aestivum*, 2-го вида, для которого в литературе имеются данные по эндоплазматическому ретикулуму в клетках апикальной меристемы побега, парциальный объем его (по отношению к цитоплазме) колеблется от 0.2 до 1.1 % (Аветисова, Васин, 1979). Для сравнения: в клетках семян очень молодых (весом 5 мг) зародышей *Phaseolus vulgaris* доля гранулярного ретикулума составляет 1.3 % (Briarty, 1980a), в клетках семян только что тронувшихся в рост (т. е. меристематических) прорастающих семян *Arabidopsis thaliana* — 1 % (Mansfield, Briarty, 1996). Кроме гранулярных цистерн в клетках меристемы тополя в незначительном количестве содержатся трубочки агранулярного ретикулума.

Аппарат Гольджи представлен довольно редкими (табл. 4), не связанными с эндоплазматическим ретикулумом диктиосомами, а также пузырьками Гольджи, большинство которых встречается только вблизи этих органелл. Парциальный объем диктиосом не достигает и 1 % (табл. 1). Он весьма близок к таковому в клетках апикальной меристемы побега *Echinocereus engelmannii* (0.36 %) (Mauseth, 1982b) и корня *Zea mays* (0.65 %) (Moore, Smith, 1990); значительно ниже, чем в меристеме побега *Pisum sativum* (1.3) (Lyndon, Robertson, 1976) и семенах молодого зародыша *Phaseolus vulgaris* (1.21) (Briarty, 1980a); выше, чем в меристеме побега *Trichocereus pachanoi* (0.17) (Mauseth, 1982b) и *Triticum aestivum* (в зависимости от зоны апекса — 0.1—0.3 %) (Аветисова, Васин, 1979). Число диктиосом на срезе клетки у тополя редко превышает 2, в расчете на всю клетку в зависимости от зоны меристемы изменяется (табл. 4) от 5 до 12. При этом в листовом бугорке их меньше, чем в других зонах меристемы. Объем 1 диктиосомы не достигает и десятой доли от 1 мкм³ (табл. 3). Для сравнения: расчетное число диктиосом на клетку меристемы у *Pisum sativum* изменяется по зонам от 15 до 23, максимальное значение наблюдается в бугорке (Lyndon, Robertson, 1976); у *Trichocereus pachanoi* — от 11 в супротодермальном слое центральной зоны до 14 периферической зоны апекса, объем 1 диктиосомы — от 0.07 до 0.48 мкм³ (Mauseth, 1982b). Реальное, т. е. определенное на основании анализа серийных срезов всей клетки число диктиосом в разных зонах и слоях (2—3-м) апикальной меристемы побега *Epilobium hirsutum* варьировало от 9

до 45 (чаще всего 18—33) (Anton-Lamprecht, 1967). Таким образом, число диктиосом на одну меристематическую клетку у тополя ниже, чем у других исследованных видов, однако эта разница незначительна.

Диктиосомы распределены по клетке беспорядочно, иногда группами по 2 (3), и состоят из 5—7 (в среднем 6.2) цистерн 0.7—0.9 мкм в диам. Диктиосомы построены полярно, на цис-стороне число цистерн наименьшее (в среднем 1.2), эти цистерны более широкие, часто перфорированы в центре, содержимое их довольно прозрачное. Цистерны транс-стороны (в числе 2.1 на одну диктиосому) обычно согнутые или извилистые, несколько отстоят от медианных цистерн, межмембранный промежуток в них практически не выявляется, настолько они узкие. Транс-цистерны отделены друг от друга и от медианных цистерн межцистерновыми волокнами. Медианных цистерн в диктиосоме больше всех (2—4, в среднем 2.6), они характеризуются отсутствием окон в центральной части и более плотным, чем цис-цистерны, содержимым, располагаются на одинаковом расстоянии друг от друга. На транс-стороне немногих (около 10 %) срезов диктиосом выявляется транс-Гольджи ретикулум (Васильев, Муравник, 1993). На этой стороне концентрируются секреторные пузырьки Гольджи 3 типов: окаймленные (в среднем 65 нм в диам., включая окаймление), крупные (150 нм в диам.), гранулярно-фибрилярные и мелкие (65 нм) голые, встречающиеся наиболее часто (до 10 у среза диктиосомы). С краями цистерн всех типов связаны транспортные пузырьки. На удалении от диктиосом пузырьки Гольджи встречаются редко. Аппарат Гольджи меристематических клеток тополя можно в целом охарактеризовать как умеренно активный. Вероятно, голые секреторные пузырьки (крупные и мелкие) связаны с синтезом и секрецией аморфных полисахаридов матрикса клеточной оболочки, тогда как с помощью окаймленных пузырьков в оболочку включаются ее гликопротеины.

Наименее выразительные (мелкие и редко встречающиеся) органеллы клеток апикальной меристемы *Populus deltoides* — микротельца (пероксисомы). Поэтому, как правило, ни в качественных, ни в количественных описаниях ультраструктуры меристематических клеток других растений пероксисомы отсутствуют. Исключением является работа Lyndon и Robertson (1976), согласно которой в апикальной меристеме побега *Pisum sativum* парциальный объем пероксисом колеблется в зависимости от фазы пластохрона от 0.08 до 0.26 %, число пероксисом на 1 клетку в зависимости от зоны апикальной меристемы — от 7 до 9, объем 1 органеллы — от 0.06 до 0.11 мкм³, объем всех пероксисом на 1 клетку — от 0.4 до 1.1 мкм³. Близкими значениями (быть может, несколько более низкими) характеризуются пероксисомы апикальной меристемы *Populus deltoides* (табл. 1—4). Для примера, количественные показатели пероксисом семядолей зародыша в начале его роста (массой 5 мг) у *Phaseolus vulgaris* следующие: парциальный объем — 0.03 %, объем на клетку — 2 мкм³ (Briarty, 1980a).

На срезе пероксисомы имеют округлую, эллиптическую, реже удлинено-гантелевидную (до 0.7 мкм дл.) форму. Последняя может свидетельствовать о делении пероксисомы перетяжкой. Матрикс пероксисом плотногранулярный, с другими типами органелл они не контактируют.

Характерными для клеток меристемы тополя включениями в цитозоле являются липидные капли, объем которых на клетку может достигать объема эндоплазматического ретикулума, диктиосом и пероксисом вместе взятых (табл. 2). В позднелетней меристеме эти включения представлены несколько слабее, чем в раннелетней, в клетках листового бугорка слабее, чем в остальных зонах апекса. Для сравнения: в клетках апикальной меристемы побега у *Salix purpurea* парциальный объем липидных капель составляет 0.8 % (Berggren, 1984), у *Triticum aestivum* в зависимости от сорта пшеницы и зоны апикальной меристемы колеблется от 0.2 до 1.1 % (Аветисова, Васин, 1979), у *Picea obovata* он значительно выше — 2.7—2.9 % (Скупченко, 1985).

Поскольку основная цель настоящего исследования — выяснить, начинаются ли количественные изменения ультраструктуры уже при заложении листа, в заключение следует подчеркнуть, что по подавляющему большинству количественных признаков

ультраструктуры клетки бугорка, дающие начало листу, не отличаются от клеток остальных зон апикальной меристемы побега. Отличия состоят лишь в их несколько более слабой вакуолизации, некотором увеличении числа пластид и цитоплазматических рибосом и уменьшении числа плазмодесм на клетку, уменьшении числа липидных капель. Сходный вывод об отсутствии ультраструктурных признаков дифференциации клеток при заложении листа был сделан и на основании стереологического исследования ультраструктуры апикальной меристемы побега *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1967). Следует отметить, что цитогистологическая зональность апикальной меристемы у *Populus deltoides* вообще не выражена, и зоны представляют собой чисто топографические понятия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветисова Л. В., Васин В. И. Электронно-микроскопическое изучение вегетативного апекса побега пшеницы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 6. С. 884—889.
- Аветисова Л. В., Чельцова Л. П. Электронно-микроскопическое изучение митохондрий в апикальной меристеме побега пшеницы в онтогенезе // Онтогенез. 1979. Т. 10. № 5. С. 491—501.
- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., 1964. 271 с.
- Васильев А. Е. Ультраструктура нектарников огурца // Цитология. 1972. Т. 14. № 4. С. 405—414.
- Васильев А. Е. Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. 1989. Т. 31. № 1. С. 15—22.
- Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная морфология аппарата Гольджи растительной клетки // Цитология. 1993. Т. 35. № 1. С. 5—21.
- Гамалей Ю. В. Возрастная кинетика клеточной популяции листа // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 313—318.
- Гамалей Ю. В. О дифференциации пластид и митохондрий в листе высших растений // Цитология. 1983. Т. 25. № 4. С. 395—405.
- Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л., 1978. 192 с.
- Гамалей Ю. В., Милашвили Т. Р. Системы распределения пластид в листьях двудольных // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1579—1593.
- Данилова М. Ф. Введение // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 7—15.
- Данилова М. Ф., Васильев А. Е., Мирославов Е. А. Некоторые проблемы современной гистологии растений // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 11. С. 1531—1541.
- Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Апикальные меристемы // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 17—40.
- Кахнович Л. В., Ходоренко Л. А., Петренко А. В. и др. Структурная организация листа как показатель его функциональной активности // Ботаника (исследования). Минск, 1980. Вып. 22. С. 194—202.
- Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 96 с.
- Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Цитология. 1985а. Т. 27. № 5. С. 511—517.
- Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией // Бот. журн. 1985б. Т. 70. № 5. С. 580—587.
- Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И. Динамика хлоропластов в листьях картофеля // Физиология растений. 1974. Т. 21. № 6. С. 1132—1138.
- Мокроносов А. Т., Некрасова Г. Ф. Онтогенетический аспект фотосинтеза // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 3. С. 458—466.
- Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.
- Цельникер Ю. Л., Май В. В. Процессы роста и фотосинтетическая активность листа осины *Populus tremula* L. // Физиология растений. 1979. Т. 26. № 5. С. 1062—1068.
- Anton-Lamprecht I. Anzahl und Vermehrung der Zellorganellen im Scheitelmeristem von *Epilobium* // Ber. Dtsch Bot. Ges. 1967. Bd 80. Hf 11. S. 747—754.
- Bartels F. Plastidenzählungen bei *Epilobium hirsutum*. I. Zählungen in Zellen aus unterschiedlich differenzierten Geweben des Laubblattes // Planta. 1964. Bd 60. Hf 5. S. 454—462.
- Bartels F. Die Plastiden von *Peperomia metallica* (Plastidenzählungen) // Z. Bot. 1965. Bd 52. Hf 5. S. 572—599.

Bendich A. J., Gauriloff L. P. Morphometric analysis of cucurbit mitochondria: the relationship between chondriome volume and DNA content // *Protoplasma*. 1984. Vol. 119. N 1—2. P. 1—7.

Berggren B. Ultrastructure of the histological zones in growing vegetative buds of *Salix* spp. // *Nord. J. Bot.* 1984. Vol. 4. N 6. P. 771—789.

Berggren B. Ultrastructure of dormant buds of *Salix* sp. in early winter // *Nord. J. Bot.* 1985. Vol. 5. N 5. P. 475—488.

Bostrack J. M. The relationship between size of the shoot apices and morphological features of mature leaves and stems of four species of angiosperm trees // *Ann. Bot.* 1993. Vol. 72. N 4. P. 341—347.

Briarty L. G. Stereological analysis of cotyledon cell development in *Phaseolus*. I. Analysis of a cell model // *J. Experim. Bot.* 1980a. Vol. 31. N 124. P. 1379—1386.

Briarty L. G. Stereological analysis of cotyledon cell development in *Phaseolus*. II. The developing cotyledon // *Там же*. 1980b. P. 1387—1398.

Briarty L. G., Hughes C. E., Evers A. D. The developing endosperm of wheat — a stereological analysis // *Ann. Bot.* 1979. Vol. 44. N 6. P. 641—658.

Chaly N., Possingham J. V. Structure of constricted proplastids in meristematic plant tissues // *Biol. Cell*. 1981. Vol. 41. № 3. P. 203—210.

Fagerberg W. R. Cytological changes in palisade cells of developing sunflower leaves // *Protoplasma*. 1984. Vol. 119. N 1—2. P. 21—30.

Gibeau D. M., Thomson W. W. Stereology of the internal structures of leaves in *Peperomia obtusifolia* and *P. scandens* // *Bot. Gaz.* 1989. Vol. 150. N 2. P. 115—121.

Gifford E. M., Stewart K. D. Ultrastructure of the shoot apex of *Chenopodium album* and certain other seed plants // *J. Cell. Biol.* 1967. Vol. 33. N 1. Pt 1. P. 131—142.

Gunning B. E. S., Steer M. W. Plant cell biology: structure and function. Boston, 1996. 132 p.

Hajibaghieri M. A., Hall J. L., Flowers T. J. Stereological analysis of leaf cells of the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. // *J. Experim. Bot.* 1984. Vol. 35. N 159. P. 1547—1557.

Hara N. Developmental anatomy of the three-dimensional structure of the vegetative shoot apex // *J. Plant Res.* 1995. Vol. 108. N 1089. P. 115—125.

Havelange A. The quantitative ultrastructure of meristematic cells of *Xanthium strumarium* during transition to flowering // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. N 8. P. 1171—1178.

Havelange A., Bernier G., Jacmard A. Descriptive and quantitative study of ultrastructural changes in the apical meristem of mustard in transition to flowering. II. The cytoplasm, mitochondria and proplastids // *J. Cell. Sci.* 1974. Vol. 16. N 2. P. 421—432.

Juniper B. E., French A. The fine structure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize // *Planta*. 1970. Vol. 95. N 4. P. 314—329.

Kanchanapoom M. L., Thomas J. F. Stereological study of ultrastructural changes in the shoot apical meristem of *Nicotiana tabacum* during floral induction // *Amer. J. Bot.* 1987a. Vol. 74. N 2. P. 152—163.

Kanchanapoom M. L., Thomas J. F. Quantitative ultrastructural changes in tunica and corpus cells of the shoot apex of *Nicotiana tabacum* during the transition to flowering // *Там же*. 1987b. P. 241—249.

Lamppa G., Elliot L. V., Bendich A. J. Changes in chloroplast number during pea leaf development. An analysis of a protoplast population // *Planta*. 1980. Vol. 148. № 5. P. 437—443.

Lee S.-L. J., Warmke H. E. Organelle size and number in fertile and T-cytoplasmic male sterile corn // *Amer. J. Bot.* 1979. Vol. 66. N 2. P. 141—148.

Lin Y., Dengler N. G. Bundle sheath and mesophyll cell differentiation in the C₄ dicotyledon *Atriplex rosea*: quantitative ultrastructure // *Can. J. Bot.* 1994. Vol. 72. N 5. P. 644—657.

Lin Y., Gifford E. M. The distribution of ribosomes in the vegetative and floral apices of *Adonis aestivalis* // *Can. J. Bot.* 1976. Vol. 54. N 21. P. 2478—2483.

Lyndon R. F., Robertson E. S. The quantitative ultrastructure in the pea shoot apex in relation to leaf initiation // *Protoplasma*. 1976. Vol. 87. N 4. P. 387—402.

Mansfield S. G., Briarty L. G. The dynamics of seedling and cotyledon cell development in *Arabidopsis thaliana* during reserve mobilization // *Internat. J. Plant. Sci.* 1996. Vol. 157. N 3. P. 280—293.

Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). I. Shoot apical meristem at germination // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. N 2. P. 173—181.

Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). II. The mature, zonate shoot apical meristem // *Amer. J. Bot.* 1981a. Vol. 68. N 1. P. 96—100.

- Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). III. Subapical and mature tissues // Amer. J. Bot. 1981b. Vol. 68. N 4. P. 531—534.
- Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). IV. Leaf and spine primordia // Amer. J. Bot. 1982a. Vol. 69. N 4. P. 546—550.
- Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). V. Comparison with the shoot apical meristems of *Trichocereus pachanoi* (Cactaceae) // Там же. 1982b. P. 551—555.
- Moore R., Smith H. S. Morphometric analysis of epidermal differentiation in primary roots of *Zea mays* // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 727—735.
- Pearson C. J., Milthorpe F. L. Structure, carbon dioxide fixation and metabolism of stomata // Austral. J. Plant Physiol. 1974. Vol. 1. N 2. P. 221—236.
- Possingham J. V., Lawrence M. E. Control to plastid division // Internat. Rev. Cytol. 1983. Vol. 84. P. 1—56.
- Pyke K. A., Leech R. M. A genetic analysis of chloroplast division and expansion in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 1. P. 201—204.
- Robertson E. J., Pyke K. A., Leech R. M. Arc 6, an extreme chloroplast division mutant of *Arabidopsis*, also alters proplastid proliferation and morphology in shoot and root apices // J. Cell Sci. 1995. Vol. 108. Pt 9. P. 2937—2944.
- Robins R. J., Juniper B. E. Considerations of the estimation of plasmodesmatal frequencies // J. Theoret. Biol. 1980. Vol. 83. N 3. P. 405—409.
- Sawhney V. K., Rennie P. J., Steeves T. A. The ultrastructure of the central zone cells of the shoot apex of *Helianthus annuus* // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 11. P. 2009—2015.
- Seagull R. W. Differences in the frequency and disposition of plasmodesmata resulting from root cell elongation // Planta. 1983. Vol. 159. N 6. P. 497—507.
- Sekhar K. N. C., Sawhney V. K. Ultrastructure of the shoot apex of tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 11. P. 1813—1822.
- Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.
- Weibel E. R. Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology // Internat. Rev. Cytol. 1969. Vol. 26. P. 235—302.
- Whitley J. M. Plastid development in the primary leaf of *Phaseolus vulgaris*: variations between different types of cells // New Phytol. 1979. Vol. 82. N 1. P. 1—10.
- Young J. P., Dengler N. G., Donnelly P. M., Dickinson T. A. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid on leaf ultrastructure // Ann. Bot. 1990. Vol. 65. N 6. P. 603—615.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 I 1997

SUMMARY

Comparative analysis of qualitative and quantitative characters of cells and cell components for protoderm and the second and third cell layers in the central and peripheral zones as well as in the leaf buttresses of the shoot apical meristem has been made. Volume densities and absolute volumes per cell of 10 cell components, volume densities and absolute volumes of 7 plastid components and also the size, individual volumes and per cell number of plastids, mitochondria, peroxysomes and dictyosomes have been determined. Surface densities and per cell number of cytoplasmic and plastid ribosomes and plasmodesmata have also been determined. Meaningful differences among different zones and layers by a set of quantitative parameters have not been found, though they may differ in individual characters. On average, there are about 45 plastids, 120 mitochondria, 6 tiny peroxysomes, 8 dictyosomes, 900 000 cytoplasmic and 35 000 plastid ribosomes and 1300 plasmodesmata per cell of the second and third layers of the leaf buttresses which give rise to the mesophyll. The data obtained are compared with available information on other plants.

УДК 581.553(211.7)

© А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

СТРУКТУРА ТУНДРОВОГО КОМПЛЕКСА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ДРЕНИРОВАННОМ УЧАСТКЕ ВАНКАРЕМСКОЙ НИЗМЕННОСТИ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

A. E. KATENIN, G. S. REZVANOV. TUNDRA VEGETATION COMPLEX STRUCTURE ON THE DRAINED
PART OF VANKAREM LOWLAND (CHUKCHI PENINSULA)

Неоднородность растительного покрова тундрового комплекса, изученного в подзоне северных гипоарктических тундр, вызвана неодинаковыми заснеженностью и увлажнением почвы на разных элементах характерного для комплекса бугристо-ложбинного мерзлотного микрорельефа. Растительный покров комплекса сложен фитоценозами 3 ассоциаций, 2 из которых принадлежат к кустарничковым и 1 — к кочкарно-пушицевым сообществам. Фитоценозы этих ассоциаций, располагаясь на вершинах и склонах бугров и в ложбинах, образуют топографические ряды, которые являются фрагментами одного абстрактного гидро-хионогенного экологического ряда. Бугристо-ложбинный комплекс, на основании принадлежности его ассоциаций-компонентов к одному абстрактному экологическому ряду, отнесен к структурному типу территориальных единиц — тесселляту.

Материал для статьи собран в 1989 г. на востоке Ванкаремской низменности в 30—40 км от берега Ледовитого океана, на левом берегу р. Кымынейвээм во время работы Восточнчукотского отряда лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Район работы, по мнению Б. А. Юрцева (1973), находится в пределах южного варианта подзоны северных гипоарктических тундр. Согласно В. Д. Александровой (1977), он приурочен к средней полосе субарктических тундр, а согласно А. Е. Катенину (Katenin, 1990) — к северному варианту северных гипоарктических тундр. Во флористическом отношении район расположен в Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции (Юрцев, 1974).

В районе работы равнина сложена четвертичными отложениями тяжелого механического состава и приподнята на 10—20 м над ур. м. при высоте отдельных холмов 30—90 м над ур. м. На ней располагается несколько больших озер, окруженных болотами. Коренные породы выходят на севере и северо-западе изученной территории в виде изолированного горного узла Валянай (максимальная высота 436 м над ур. м.), сложенного габбро и диабазами.

В исследованном районе повсеместно распространена вечная мерзлота. Из-за этого на холмах, на слабо увлажненных болотах и на высоких островах в долине р. Кымынейвээм развивается система крупных блоков-полигонов (10 × 15 м) с трещинами между ними до 2 м ширины.

На плоских вершинах высоких холмов представлены комплексные бугристо-ложбинные тундры с кустарничковыми сообществами (*Salix sphenophylla*,¹ *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) на буграх и кочкарно-пушицевыми (*Eriophorum vaginatum*) — в понижениях. Иногда к буграм в этих тундрах приурочены сообщества ивки (*Salix phlebophylla*), а к понижениям между буграми — сообщества осоки (*Carex lugens*). На пологих склонах холмов, где развит гривково-ложбинный

¹ Латинские названия сосудистых растений приведены по: Юрцев и др. (1979).

микрорельеф, грядки заняты кочкарно-пушицевыми сообществами с кустарничками (*Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*) и (иногда) лишайниково-моховыми ивняками (*Salix pulchra*), а в ложбинах преобладают кочкарно-пушицевые сообщества с осокой (*Carex stans*), морошкой (*Rubus chamaemorus*), ивой (*Salix pulchra*) и березкой (*Betula exilis*).

На плакорных участках равнины развиты блоки-полигоны (со слабо выраженными элементами) с 2 типами сообществ: кустарничково-осоково-кочкарно-пушицевыми — на валиках; осоково-пушицево-моховыми (*Carex stans*, *Eriophorum polystachion*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum* sp.) — в центральных пониженных частях полигонов.

По краю склонов плакоров к реке располагаются хорошо дренированные и малоснежные участки со слабовыпуклыми полигонами и бугристо-ложбинным микрорельефом на их поверхности. На буграх здесь расположены злаково-кустарничковые (*Diapensia obovata*, *Salix sphenophylla*) сообщества с голыми пятнами, склоны бугров заняты кустарничковыми (*Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*) сообществами, а ложбины — кочкарно-пушицевыми сообществами.

Склоны к реке заняты нивальными фитокатенами, в которых сверху вниз следуют: мелкотеррасные комплексы с травяно-ивковыми (*Salix sphenophylla*) сообществами на террасках и березковыми, багульниково-брусничными (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*) и кочкарно-пушицевыми сообществами между террасками; ивняки (*Salix pulchra*) и нивальные злаково-разнотравные разреженные группировки.

В широких ложбинах между холмами развиты полигональные тундрово-болотные комплексы с кустарничково-осоково-кочкарно-пушицевыми или березковыми сообществами на повышениях полигонов и ивово-осоково-сфагновыми (*Carex stans*, *Salix pulchra*) или пушицево-осоковыми мохово-мертвопокровными сообществами (*Carex stans*, *Eriophorum polystachion*) в трещинах между полигонами.

В обширных болотно-озерных котловинах представлены разные варианты болотных и тундрово-болотных полигональных комплексов с осоковыми (*Carex stans*) и кочкарно-пушицевыми сообществами, а также однородные болотные и водные сообщества с господством *Carex stans*, *Eriophorum polystachion*, *Arctophila fulva*.

В долинах рек, впадающих в р. Кымынейвэем, вдоль русел располагаются густые осочники (*Carex stans*), дальше от русла размещаются ивняки (*Salix pulchra*) с осокой, еще дальше в пределах долины расположены сфагновые осочники с ивой (*Carex stans*, *Salix pulchra*).

В пойме р. Кымынейвэем на низких уровнях располагаются злаковые (*Alopecurus alpinus*, *Dupontia psyllosantha*) и злаково-разнотравные (*Festuca rubra*, *Poa alpigena*, *Astragalus frigidus*, *Tanacetum bipinnatum*) разреженные сообщества. К высоким прирусловым частям островов приурочены ивняки (*Salix pulchra*) с разнотравьем (*Nardosmia frigida*, *Equisetum arvense* subsp. *borealis*, *Valeriana capitata*), а к валам в центральных частях островов — кустарничковые сообщества с господством *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* и разнотравьем (*Anemone sibirica*, *Artemisia arctica*, *Oxytropis borealis*, *Hedysarum hedysaroides*). В центральных пониженных частях крупных островов встречаются сильно увлажненные полигоны с угнетенными кочкарно-пушицевыми и осоковыми (с ивами и сфагновыми мхами) сообществами на валиках и осоковыми (с видами рода *Sphagnum*) обводненными сообществами на днищах полигонов и в трещинах между ними.

Разнообразные неоднородные территориальные единицы (ТЕ) растительного покрова, называемые комплексами, объединяются общим свойством — многократным повторением на площади этой ТЕ нескольких (2—5) фитоценозов-компонентов. Комплексы можно подразделить на 2 группы в соответствии с тем, принадлежат ли их компоненты к одному или разным абстрактным экологическим рядам (Катенин, 1988). Если компоненты ТЕ-комплекса принадлежат к одному абстрактному экологическому ряду, то она должна быть отнесена к особому структурному типу ТЕ — тесселляту. Если же эти компоненты являются членами различных абстрактных экологических рядов, то ТЕ следует отнести к другому структурному типу — альтернату (Катенин, 1988).

Основная цель исследования — выявить соотношение между фитоценозами-компонентами конкретной ТЕ, традиционно называемой комплексом, и решить, к какому из 2 структурных типов неоднородных ТЕ (тесселляту или альтернату) ее следует отнести.

В пределах бугристо-ложбинного комплекса (с фитоценозами в качестве компонентов) заложили площадку размером 10 × 10 м, ее растительность закартировали в М. 1 : 100, сделали геоботанические описания фитоценозов-представителей всех предварительно установленных на этой площадке типов сообществ. После этого классифицировали фитоценозы, описанные на площадке, и произвели экологический анализ видового состава полученных ассоциаций. Затем выясняли, принадлежат ли ассоциации-компоненты исследуемого комплекса к одному или нескольким абстрактным экологическим рядам.

Участок для изучения структуры растительного покрова расположен на почти горизонтальной части равнины, недалеко от начала крутого южного склона к старице р. Кымынейвэем. Закартированная площадка занимает почти всю поверхность одного плоского сухого блока-полигона — элемента полигональной системы. На поверхности блока-полигона развит бугристо-ложбинный мерзлотный микрорельеф. В соответствии с многократно повторяющимися двумя формами микрорельефа (буграми и ложбинами) образуется неоднородный растительный покров, традиционно называемый комплексом.

Неоднородность растительного покрова выражена на поверхности этого блока-полигона особенно четко из-за контрастности условий местообитания и различий доминантов растительных сообществ, приуроченных к буграм и ложбинам. Прямое изучение экологических условий в этих местообитаниях не проводилось, но можно предположить, что из-за сдувания снега создается неодинаковая заснеженность вершин бугров и днищ ложбин. Поэтому на буграх раньше начинается вегетация и образуются криотурбационные пятна голого грунта. Значительны также и различия в увлажнении почвы на вершинах бугров и в ложбинах.

Представленные на поверхности полигона формы микрорельефа имеют следующее соотношение площадей: бугры — 60 %, ложбины — 40 %. Разница высот между вершинами бугров и днищами ложбин достигает 30 см. Днища ложбин, как и вершины бугров, слегка уплощены. Пологие склоны бугров имеют протяженность до 0.5 м. Из вершин бугров вместе со склонами (средними уровнями) образуются грядки, вытянутые с востока на запад, поперек общего уклона поверхности полигона. На 2 формах микрорельефа (бугры и ложбины) размещаются растительные сообщества 3 хорошо выделяющихся типов. К вершинам бугров приурочены злаково-кустарничковые сообщества с пятнами голого грунта, занимающие 22 % площади закартированного участка. На склонах бугров располагаются кустарничковые бруснично-багульниковые сообщества (35 % площади комплекса). Ложбины заняты кочкарно-пушицевыми сообществами — 43 % площади. На закартированной площадке сделано 15 геоботанических описаний, по 5 описаний в каждой разности растительности. Места расположения описаний указаны на плане (рис. 1).

В результате классификации 15 описаний фитоценозов были установлены 4 ассоциации, которые относятся к 2 типам растительности (кустарничковому и кочкарно-пушицевому) и к 3 формациям (*Diapensia obovata*, *Ledum decumbens*, *Eriophorum vaginatum*).

Акц. 1. Злаково-ивково-диапензиевая лишайниково-зеленомошная, пятнистая (*Diapensia obovata* + *Salix sphenophylla*—*Arctagrostis arundinacea*—*Dicranum elongatum*² + *Rhacomitrium lanuginosum* + *Cetraria islandica* + *Sphaerophorus globosus*—*Ochrolechia* sp. + *Pertusaria* sp.).

Акц. 2. Бруснично-багульниковая лишайниково-зеленомошная (*Ledum decum-*

² Латинские названия мхов приведены по: Афонина, 1989; лишайников по: Макарова, Катенин, 1983. Мхи к описаниям определены Г. В. Вьюгиной; лишайники — И. И. Макаровой, за что авторы приносят им благодарность.

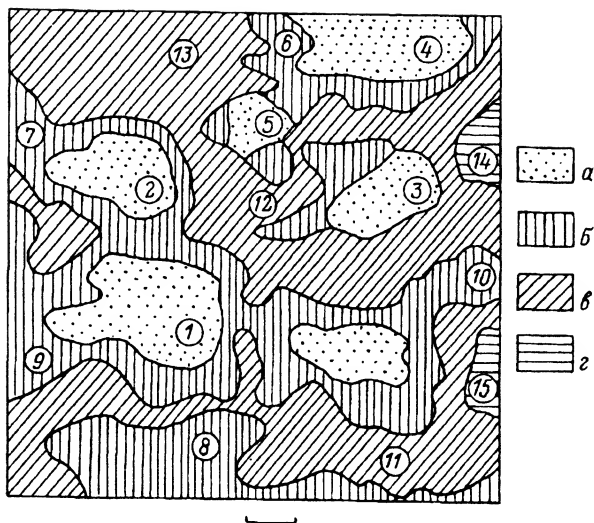


Рис. 1. Сложение растительного покрова на поверхности плоского блока-полигона в приречной части плакора на востоке Ванкаремской низменности (10×10 м).

a — злаково-ивково-диапентическая лишайниково-зеленомошная пятнистая асс. 1; *b* — бруснично-багульниковая лишайниково-зеленомошная асс. 2; *c* — березково-кустарничково-кочкарно-пушицевая лишайниково-зеленомошная асс. 3; *d* — ивово-кустарничково-кочкарно-пушицевая лишайниково-зеленомошная асс. 4. 1—15 — места расположения описаний соответствующих номеров. Масштабная линейка — 1 м.

bens + *Vaccinium vitis-idaea*—*Dicranum elongatum* + *Aulacomnium turgidum* + *Thamnia vermicularis* + *Cetraria islandica*—*Ochrolechia* sp.).

Асс. 3. Березково-кустарничково-кочкарно-пушицевая лишайниково-зеленомошная (*Eriophorum vaginatum*—*Betula exilis* + *Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea*—*Dicranum elongatum* + *Aulacomnium turgidum* + *Cetraria islandica* + *Cladina rangiferina* + *Thamnia vermicularis*—*Ochrolechia* sp.).

Асс. 4. Ивово-кустарничково-кочкарно-пушицевая лишайниково-зеленомошная (*Eriophorum vaginatum*—*Salix fuscescens* + *Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea*—*Dicranum elongatum* + *Aulacomnium turgidum* + *Thamnia vermicularis* + *Cetraria islandica* + *Cladina rangiferina*—*Ochrolechia* sp.).

Таким образом, число предварительно выделенных типов сообществ оказалось меньше числа ассоциаций, установленных после классификации описанных фитоценозов. Это произошло из-за отнесения кочкарно-пушицевых сообществ к 2 ассоциациям (3 и 4). Кроме того, сообщества асс. 3 приурочены к неглубоким ложбинам в средней части полигона, а асс. 4 — к глубоким частям ложбин около трещины, разделяющей полигоны.

Характеристика полученных ассоциаций приведена в табл. 1. В графе «экотипы»³ для каждого вида сосудистых растений приведены 2 его экологические оценки — принадлежность к грациям хионотипа и гигротипа.

Для того чтобы дать экологическую характеристику видов сосудистых растений из фитоценозов, описанных на площадке, наиболее удобна не комплексная экологическая характеристика, выраженная терминами типа «психрофит», «криофит» и т. п., а дифференцированная оценка отношения видов к наиболее значимым в тундровой зоне экологическим факторам — заснеженности и увлажнения почвы. Для оценки отношения видов к фактору заснеженности были использованы термины, уже примененные нами (Катенин, 1991) при аналогичных исследованиях, — хионофит.

³ Термин «экотип», используемый биосистематиками для выделения экологических вариантов видов (Быков, 1967), в данной статье нами применен для обозначения групп видов со сходным отношением к наиболее значимым экологическим факторам (Катенин, 1991).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика фитоценозов, слагающих растительный покров закартированной части полигона

Виды	Эко- типы	Ассоциации														
		1					2					3			4	
		номера описаний														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Покрытие растительности		95	95	80	80	95	95	95	100	95	95	100	100	95	90	85
Незаросшего субстрата		5	5	20	20	5	5	5	+	5	5	+	+	5	10	15
Ветоши		10	10	10	10	10	20	20	20	20	20	30	30	30	30	30
Опада		5	5	5	5	5	10	10	10	10	10	20	20	20	20	20
Кочек							20	20	20	20	20	60	40	60	50	40
Кустарников		+				5	5	15	20	15	10	25	15	10	10	15
Кустарничков		60	45	50	35	40	60	50	35	50	50	30	45	35	45	40
Злаков		10	10	10	5	10	+	+	+	+	+	5	+	+	+	+
Осоковидных		10	5	+	10	5	5	5	+	+	5	55	50	50	45	25
Разнотравья		+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Зеленых мхов		40	30	30	35	30	40	50	60	50	55	45	50	50	55	55
Сфагнумов												+				+
Печеночников		+	5	+	5	+	+	5	+	+	+	10	5	10	10	10
Лишайников		35	35	30	50	25	30	25	20	30	35	35	40	40	35	35
в том числе:																
кустистых		15	15	15	15	15	15	15	15	20	20	25	25	25	20	15
листоватых		+	+	+	5			+	+			5	5	5	+	
накипных		20	20	15	30	10	15	10	5	10	15	5	10	10	15	20
<i>Carex stans</i>	хн, г	3	4	1	3	1	1	1	1	1		2	1	2	2	1
<i>Hierochloë alpina</i>	хо, км			1							1	1				1
<i>Dicranum elongatum</i>		5	4	4	4	4	4	5	5	5	5	4	4	5	5	5
<i>Thamnia vermicularis</i>		2	2	1	2	2	2	3	2	3	3	2	3	3	3	2
<i>Sphaerophorus globosus</i>		2	1	1	3	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Dactylina arctica</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cetraria islandica</i>		2	1	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	3	1
<i>C. cucullata</i>		1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1
<i>Ochrolechia</i> sp.		3	3	3	3	3	4	2	2	2	3	2	2	2	3	3
<i>Ledum decumbens</i>	хн, м	2	2	3	3	4	5	4	4	5	5	4	4	5	5	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> subsp. <i>minus</i>	хн, м	3	3	2	1	2	3	4	3	4	4	4	5	4	4	4
<i>Eriophorum vaginatum</i>	хн, м	1	1	1		2	1	1	1	1	2	5	5	5	5	4
<i>Aulacomnium turgidum</i>		1	1	1	1	2	3	3	3	2	3	3	3	3	2	2
<i>Hepaticae</i>		1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	3	2	3	3	3
<i>Cladina rangiferina</i>				1	1			1	1	1	1	3	2	2	3	1
<i>C. arbuscula</i>		1	1				1	1	1	1	1	1	2	1	1	1
<i>Cladonia macroceras</i>		1					1					1	1	1	1	1
<i>Salix fuscescens</i>	хн, г									1		1	1	2	3	4
<i>Calamagrostis holmii</i>	хн, м									1		1	1	1	1	1
<i>Hylocomium splendens</i> subsp. <i>alascanum</i>										1	1	1		1		1
<i>Dicranum angustum</i>											1					1
<i>Peltigera scabrosa</i>									1				1	1	1	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Эко- типы	Ассоциации														
		1					2					3			4	
		номера описаний														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Первичные слоевища						1			1	1	1	2	2	2	2	
<i>Salix pulchra</i>	хн, м				2	5		3			1	1	1			
<i>Betula exilis</i>	хн, м	1				1	4	3	3		4	3	2			
<i>Cladonia amaurocraea</i>						1					1		1			
<i>Senecio tundricola</i>	хн, м										1			1	1	
<i>Polytrichum jensenii</i>											1	1	1	1		
<i>Sphagnum</i> sp.											1				1	
<i>Cladonia deformis</i>												1			1	
<i>Rubus chamaemorus</i>	хн, м											1	1			
<i>Cladonia bellidiflora</i>												1	1			
<i>Peltigera aphthosa</i>		1										1	1			
<i>Carex rotundata</i>	хн, г													1	1	
<i>Salix sphenophylla</i>	хо, км	4	4	4	3	3	3	1	3	1	1	1	1	1		
<i>Arctagrostis arundina- cea</i>	хо, м	3	3	3	2	3	1	1	1		1		1	1		
<i>Alectoria nigricans</i>		1	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	
<i>Diapensia obovata</i>	хо, км	4	4	4	3	3	3	2	2	1	2					
<i>Rhacomitrium lanugi- nosum</i>		3	3	2	3			1	1			1				
<i>Polytrichum hyperbo- reum</i>		1	1	1	1	1	1			1						
<i>Bryocaulon divergens</i>		1	2	1	1	1	1			1	1			1		
<i>Alectoria ochroleuca</i>		1			1					1					1	
<i>Cladonia uncialis</i>		1	2	1	1			1		1					1	
<i>Cassiope tetragona</i>	хи, м	2	1		1	1										
<i>Empetrum subholarcti- cum</i>	хи, м	2										1				
<i>Pedicularis langsдорffii</i>	хи, м	1		1												
<i>Luzula nivalis</i>	хн, м		1		1										1	
<i>Cladonia coccifera</i>				1	1	1										
<i>C. furcata</i>			1		1											
<i>Stereocaulon</i> sp.				1	1											
<i>Hypogymnia subobscu- ra</i>				1	1											
<i>Pertusaria</i> sp.		1	2		3	1										
<i>Polygonum tripterocar- pum</i>	хн, м		1					1	1	1	1				1	
<i>Luzula confusa</i>	хо, км									1						
<i>Carex lugens</i>	хн, м						1									
<i>Polytrichum strictum</i>							1	1	1	1	1					

Примечание. Градации экотипов: хи — хионофилы, хн — хиононейтралы, хо — хионофобы, км — ксеромезофиты, м — мезофиты, г — гигрофиты. 1—5 — баллы покрытия видов: 1 — гаг., сол., сп., < 5 %. 2 — сп., сор.1, 5—15 %; 3 — сор.1, 16—45 %; 4 — сор.2, 46—80 %; 5 — сор.3, сос., 81—100 %. Виды в списке помещены в следующем порядке: виды с одинаковым покрытием во всех ассоциациях; виды с большим покрытием в ассоциациях 2—4; виды, присутствующие только в ассоциациях 2 и 4; только в ассоциациях 2 и 3; только в ассоциациях 3 и 4; только в асс. 3; только в асс. 4; виды с большим покрытием в асс. 1; виды, присутствующие только в ассоциациях 1 и 2; только в асс. 1; только в асс. 2. В каждой группе сосудистые растения помещены раньше споровых.

ТАБЛИЦА 2

Участие сосудистых растений различных градаций 2 экотипов
в сложении фитоценозов 4 ассоциаций

Экотипы	Ассоциации							
	1		2		3		4	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Хионотип:								
хионофобы	51	47	27	25	6	8	3	6
хионейтралы	48	45	81	75	69	91	45	94
хионофилы	9	8			1	1		
Всего	108	100	108	100	76	100	48	100
Гигротип:								
ксеромезофиты	37	34	23	21	4	5	2	4
мезофиты	58	54	77	71	63	83	34	71
гигрофиты	13	12	8	8	9	12	12	25
Всего	108	100	108	100	76	100	48	100

Примечание. I — сумма баллов покрытия видов одной градации, II — доля от суммы баллов покрытия всех сосудистых растений ассоциации, %.

хионейтрал, хионофоб. Они отражают 3 градации отношения к фактору заснеженности.

Для оценки отношения видов к фактору увлажнения почвы нами использованы термины, издавна применяющиеся в русской экологии и соответствующие 3 градациям гигротипа: гигрофит, мезофит, ксерофит (Быков, 1967).

По литературным данным (Баландин, Разживин, 1980; Баландин, 1984; Разживин, 1984) и личным наблюдениям, все виды сосудистых растений были отнесены к одной из трех градаций хионотипа и гигротипа (табл. 1). В результате каждый вид в фитоценозе получил 2 однофакторные оценки. Необходимо подчеркнуть, что виды, имеющие сходные отношения к фактору заснеженности, т. е. отнесенные к одной градации хионотипа, могут иметь неодинаковые отношения к фактору увлажнения почвы и, следовательно, принадлежать к различным градациям гигротипа.

К хионейтралам относятся 14 видов, к хионофобам — 5, к хионофилам — 3, к мезофитам — 15, к гигрофитам — 3 и к ксеромезофитам — 4 вида.

Если оценить все виды сосудистых растений в фитоценозе с позиций отношения к одному экологическому фактору, то можно получить экологический спектр фитоценоза по этому фактору. Такой спектр может быть выражен количеством видов или суммарным покрытием (в баллах) видов, относящихся к каждой градации соответствующего экотипа, а также их отношением (в %) к общей сумме баллов покрытия сосудистых растений в фитоценозе. Экологический спектр ассоциации рассчитывается путем сложения баллов покрытия видов всех фитоценозов этой ассоциации, относящихся к одной градации одного экотипа. Баллы покрытия видов сосудистых растений по всем градациям 2 экотипов (хионотипа и гигротипа) и их роль в сложении фитоценозов 4 ассоциаций показаны в табл. 2.

На следующем этапе работы выясняли, относятся ли ассоциации, представленные на изученной площадке, к одному или нескольким абстрактным экологическим рядам и к каким именно. При этом нами учитывались следующие положения: 1) объективно установлены 4 ассоциации, значительно различающиеся набором и обилием видов; 2) каждая ассоциация приурочена к определенному типу местообитания; 3) на местности фитоценозы этих ассоциаций располагаются на смежных, плавно переходящих друг в друга элементах рельефа, образуя многочисленные 2—4-членные топографические ряды сообществ; 4) различия видового состава и строения сообществ этих ассоциаций в значительной степени объясняются различием экологических условий в занимаемых ими местообитаниях.

На основании этого можно допустить, что в этих топографических рядах смена фитоценозов в пространстве происходит в соответствии с однонаправленным изменением одного экологического фактора. Следовательно, эти топографические ряды одновременно являются фрагментарными экологическими рядами, относящимися к одному абстрактному экологическому ряду. Возникает необходимость подтвердить эти допущения и выяснить, какие экологические факторы являются ведущими в этом абстрактном экологическом ряду.

Растительные сообщества имеют различный видовой состав не только из-за неодинаковых условий местообитания (в этом случае они выступают как разные звенья экологических рядов), но и при одинаковых экотопах — как разные звенья сукцессионного ряда. Неодинаковое количественное проявление ведущего экологического фактора в экотопах сравниваемых фитоценозов вызывает одновременно как различия их видового состава, так и различия их экологических спектров. Это проявляется в изменении суммарных покрытий групп видов, принадлежащих к разным грациям экотипа, соответствующего ведущему экологическому фактору.

Для того чтобы определить, принадлежат ли ассоциации-компоненты топографических рядов, представленных на закартированной площадке, к одному или нескольким абстрактным экологическим рядам, нужно сопоставить изменение видового состава этих ассоциаций, расположенных в последовательности, характерной для них в топографических рядах, с изменением их экологических спектров (поочередно для каждого возможного ведущего экологического фактора). Установив параллелизм в изменении видового состава и экологических спектров по какому-либо одному экологическому фактору у всех ассоциаций топографического ряда, можно утверждать, что этот топографический ряд является экологическим рядом и что именно этот фактор является ведущим в данном экологическом ряду, который является конкретным воплощением абстрактного экологического ряда по данному фактору.

Если предполагаемый экологический фактор не выполняет роль ведущего в топографическом ряду, то параллелизм в изменении видового состава и экологических спектров ассоциаций, составляющих топографический ряд, не будет наблюдаться. В частности, экологические спектры по этому фактору могут быть одинаковы у всех ассоциаций топографического ряда. В таком случае надо проверить наличие связи между изменением видового состава и экологического спектра ассоциаций по другому экологическому фактору. Наличие такой связи только у части ассоциаций топографического ряда означает, что лишь эта часть является фрагментом экологического ряда по проверяемому фактору, а для остальных ассоциаций топографического ряда ведущим является другой экологический фактор.

Для установления этих закономерностей были использованы графики (рис. 2), построенные для каждого экотипа в отдельности.

Форма ломаной линии на графиках указывает на тенденцию изменения покрытия видов каждой грации одного экотипа в ассоциациях всего топографического ряда. При анализе можно пренебречь небольшим количеством видов хионофилов, присутствующих только в 2 ассоциациях (табл. 2; рис. 2, А). Значения суммарных покрытий хионофобов и хионейтралов обратнопропорциональны во всех ассоциациях, а линии хионофобов и хионейтралов на графике симметричны. Сильное и равномерное изменение покрытия хионофобов и хионейтралов от асс. 1 к асс. 3 и почти прямая линия графика указывают на то, что эти ассоциации составляют экологический ряд по фактору заснеженности. Почти одинаковое покрытие видов этих граций хионотипа в ассоциациях 3 и 4 и резкий перегиб линии графика на уровне асс. 3 указывают на то, что асс. 4 не относится к этому экологическому ряду, а сочетание ассоциаций 3 и 4 составляет фрагмент другого экологического ряда, в котором фактор заснеженности не является ведущим.

Весь топографический ряд по фактору влажности (рис. 2, Б) разделяется на несколько частей: по грациям мезофитов и ксеромезофитов — на ассоциации 1—3 и ассоциации 3—4, а по грациям гигрофитов — на ассоциации 1—2 и ассоциации 2—4. С асс. 1 по асс. 3 увеличение роли мезофитов сопровождается равным умень-

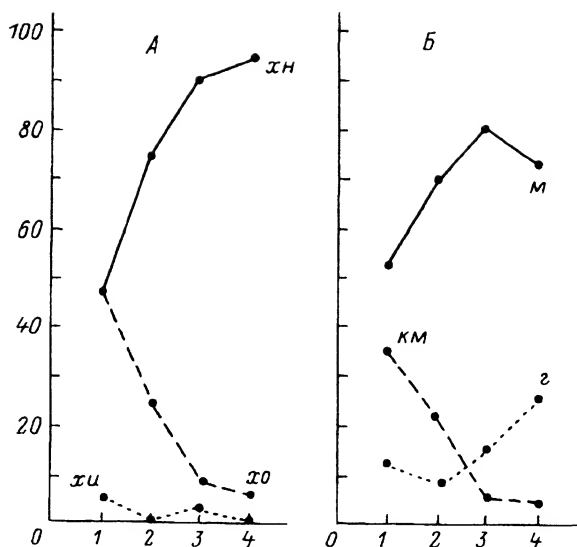


Рис. 2. Участие растений 2 экотипов в сложении фитоценозов 4 ассоциаций.

А — хионотип: хи — хионофилы, хн — хиононейтралы, хо — хионофобы; Б — гигротип: з — гигрофиты, км — ксеромезофиты, м — мезофиты. По оси абсцисс — номера ассоциаций, расположенные в той же последовательности, как в топографическом ряду; по оси ординат — доля покрытия групп видов разных градаций экотипов от общего покрытия видов сосудистых растений в каждой ассоциации, %.

шением роли ксеромезофитов при колебании роли гигрофитов. На этом отрезке топографического ряда наблюдается мезофилизация растительных сообществ. Изменение роли различных градаций гигротипа от асс. 3 к асс. 4 указывает на процесс гигрофилизации растительных сообществ на этом участке топографического ряда.

В результате сравнения роли видов, относящихся к разным градациям хионо- и гигротипа в 4 ассоциациях, составляющих топографический ряд, можно сделать следующие выводы. Ассоциации 1, 2, 3 составляют единый экологический ряд, в котором прослеживается увеличение роли хиононейтралов и мезофитов одновременно с уменьшением роли хионофобов и ксеромезофитов. Это дает основание признать совокупность ассоциаций 1—3 фрагментом гигро-хионогенного экологического ряда с 2 ведущими факторами — заснеженность и увлажнение почвы.

Сравнение асс. 4 с асс. 3 показывает, что в них роль хиононейтралов и хионофобов почти одинакова, но роль мезофитов в асс. 4 уменьшается при одновременном увеличении роли гигрофитов и почти неизменной роли ксеромезофитов. В совокупности ассоциаций 3—4 ведущим становится 1 фактор — увлажнение почвы, поэтому эту совокупность можно рассматривать как фрагмент гигрогенного экологического ряда, ряда заболачивания.

Анализ сведений об ассоциациях-членах топографического ряда показывает, что асс. 4 обособлена как в синтаксономическом, так и в экологическом отношении. Причину такой ее специфики объясняет размещение обеих фитоценозов этой ассоциации на краю изученной площадки (и блока-полигона) в ложбине, примыкающей к трещине между полигонами (рис. 1). По-видимому, фитоценозы асс. 4 относятся к другой территориальной единице растительного покрова, приуроченной к трещинам между полигонами, в то время как фитоценозы ассоциаций 1—3 представляют территориальную единицу, расположенную на полигоне. Эта территориальная единица — бугристо-ложбинный комплекс, компоненты-фитоценозы которой принадлежат к 3 ассоциациям и образуют в оптимальных условиях 3-членные топографические ряды. В результате исследования выявлено, что эти ряды являются фрагментами одного абстрактного гигро-хионогенного экологического ряда, поэтому их можно назвать топо-экологическими рядами.

На площади изученного бугристо-ложбинного комплекса топографические ряды встречаются часто и в разных местах. Иногда представлены лишь фрагменты ряда, состоящие из 2 фитоценозов (рис. 1). 3-членные топографические ряды выражены на наиболее протяженных склонах бугров. Они включают в себя сообщества вершин бугров, их склонов и днищ ложбин. Топографические ряды не являются элементами структуры этого комплекса. Характерный для комплекса узор складывается из овальных пятен фитоценозов вершин бугров, из кольцевидных контуров или ячеистой сети фитоценозов средних местоположений и извилистых полос фитоценозов ложбин.

Таким образом, 3 ассоциации — компоненты ТЕ-комплекса — встречаются многократно на площади этой территориальной единицы как в составе 2- или 3-членных топографических рядов, которые являются фрагментами абстрактного экологического ряда, так и в определенном сочетании, образуя при этом постоянный характерный узор. Именно такую неоднородную территориальную единицу растительного покрова, являющуюся в широком смысле комплексом, в котором все компоненты, многократно повторяющиеся на его площади и образующие устойчивый однообразный узор, принадлежат к одному абстрактному экологическому ряду, мы предложили относить к особому структурному типу неоднородных территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова, названному тесселлятом (Катенин, 1988).

Из приведенного материала видно, что топографический ряд фитоценозов имеет большое значение при выяснении, к какому структурному типу (тесселлятам или альтернатам) принадлежат ТЕ с однотипной неоднородностью растительного покрова, называемые комплексами. Только у тесселлятов топографический ряд ассоциаций является одновременно и экологическим рядом. Кроме того, в тесселлятах топографический ряд несет большую специфическую информацию. Если анализировать характерный для тесселлята максимально полный топографический ряд ассоциаций, то можно определить количество типов компонентов тесселлята и экологический фактор, ответственный за неоднородность его растительного покрова. В максимально полном топографическом ряду компоненты тесселлята располагаются в той же последовательности, как в соответствующем абстрактном экологическом ряду.

Неоднородность растительного покрова бугристо-ложбинного тесселлята относится к широко распространенной в природе геоморфогенной неоднородности растительного покрова (Катенин, 1988). При этом типе неоднородности микрорельеф создает условия для формирования градиента ведущих в тундровой зоне факторов среды — заснеженности и увлажнения почвы. Снежный покров и жидкие осадки как бы ложатся на «матрицу» микрорельефа. В результате вместо одинаковых количественных показателей этих факторов на значительной площади, что наблюдалось бы на ровной поверхности, возникают вариации толщины снежного покрова и увлажнения почвы. Размах амплитуды факторов, а значит, и количество компонентов тесселлята зависят от свойств форм его микрорельефа (длины и крутизны склонов).

С одной стороны, эти показатели микрорельефа определяют ряд ботанических и экологических характеристик тесселлятов (длину экологических рядов, число типов компонентов, особенности фитоценозов, являющихся начальными и конечными звеньями этих рядов), т. е. это признаки, которые мы называем признаками внутренней структуры ТЕ (Катенин, 1988, 1989). С другой стороны, такие характеристики форм рельефа в тесселляте, как горизонтальная протяженность, очертания и расположение, определяют размеры и узор размещения по площади тесселлята пятен микроэкотопов со сходными значениями факторов среды и сходной растительностью. Эти особенности строения тесселлятов мы называем признаками внешней, геометрической структуры. Таким образом, свойствами форм микрорельефа определяются не только узор размещения фитоценозов-компонентов тесселлятов, но и число типов его компонентов, т. е. признаки как внешней, так и внутренней структуры.

В определении тесселлята как особого структурного типа ТЕ растительного покрова подчеркивается, что он отличается от фитокатен небольшим количеством типов компонентов, многократно представленных в его пределах и размещенных по

площади ТЕ не в той последовательности, как они расположены в соответствующем абстрактном экологическом ряду. Анализ строения бугристо-ложбинного тесселлята показал, что в топографических рядах его компоненты расположены в той же последовательности, как и в абстрактном экологическом ряду, и образуют малочленные конкретные экологические ряды. Однако эти фрагменты экологического ряда, многократно представленные на площади изученного тесселлята в виде топографических рядов на склонах бугров, не являются особыми элементами его структуры (фитокатенами, сложенными фитоценозами). Специфический для этого тесселлята узор образуется непосредственно его компонентами-фитоценозами (без промежуточных структурных образований, похожих на фитокатены). 2 из 3 типов компонентов тесселлята являются непрерывными, едиными, охватывающими почти всю его площадь фитоценозами, имеющими облик ячеистой сети. 3-й компонент представлен овальными пятнами, вкрапленными в ячею этой сети. На примере изученного тесселлята можно понять разницу между фрагментами конкретного экологического ряда, представленными в виде топографических рядов на склонах форм рельефа в ТЕ-комплексе с геоморфогенной неоднородностью растительного покрова, и фитокатеной (структурным типом ТЕ растительного покрова), занимающей целиком склон одной крупной формы рельефа. Сходные черты структуры тесселлятов и фитокатен объясняются наличием на их площади градиентов факторов среды, что приводит в обоих случаях к размещению фитоценозов (их компонентов) в виде фрагментарных экологических рядов.

Цельность ТЕ-фитокатены и специфика набора ее компонентов обусловлены приуроченностью ее к одному элементу рельефа (части формы рельефа, преимущественно склону) с особыми условиями среды. Размеры и границы фитокатены соответствуют размерам и границам этого элемента рельефа. Компоненты фитокатены, имеющие вид полос, параллельных друг другу и вытянутых поперек склона, формируют полосчатый узор. Компоненты фитокатены не повторяются на ее площади.

Работа поддержана стипендиями Международного Научного Фонда Академии Естественных наук России и фонда Дж. Сороса за 1992—1993 гг. по проблеме «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.
- Афонина О. М. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 5—29.
- Баландин С. А. Сухие шибнистые горные тундры Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Баландин С. А., Разживин В. Ю. Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1719—1733.
- Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 168 с.
- Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197.
- Катенин А. Е. Разнообразие форм и геометрической структуры (узора) территориальных единиц растительного покрова тундровой зоны // Крупномасштабное картографирование растительности. Тез. докл. раб. сов. Л., 1989. С. 16—19.
- Катенин А. Е. Структура растительного покрова уступа равнины к речной долине на Чукотском полуострове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1056—1068.
- Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники в горах юго-востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1477—1487.
- Разживин В. Ю. Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1001—1010.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—86.

Katenin A. E. The peculiarities of vegetation zonation of the Chukotka Peninsula // Arctic Research Advances and Prospects. Moscow, 1990. Pt 2. P. 253—255.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XI 1995

SUMMARY

In the northern hypoarctic tundra subzone of Chukchi Peninsula one type of heterogeneity of the tundra vegetation cover named complex was analysed. Heterogeneity of the vegetation cover of the complex is caused by the differences in soil moisture and thickness of snow cover in the different elements of hillock-hollow permafrost microrelief characteristic of this complex. Vegetation cover of the complex consists of plant communities belonging to three associations of which two are the dwarf shrub associations (ass. *Diapensia obovata*, ass. *Ledum decumbens*) and one cottongrass tussock association (ass. *Eriophorum vaginatum*). Plant communities of these associations, situated on the tops and slopes of hillocks and on the bottoms of hollows, form the topographic series of plant communities and associations. Ecological analysis of species, which form the communities, shows that these series are at the same time the fragments of one abstract ecological hygro-chionogenous series. On the reason that all the components of this complex belong to the single abstract ecological series, this hillock-hollow complex was attributed to the special structural type of heterogeneity, named tessellat.

УДК 581.9 (211-17) (210.5) (571.1)

© О. В. Ребристая

ФЛОРА ПРИМОРСКИХ ЭКОТОПОВ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ АРКТИКИ

O. V. REBRISTAY A. FLORA OF THE SEA COAST HABITATS IN THE WEST SIBERIAN ARCTIC

Флора приморских экотопов изучена в 8 пунктах Западносибирской Арктики. Она насчитывает 57 видов, относящихся к 37 родам, 18 семействам. Только здесь в состав приморской флоры входят *Deschampsia obensis*, *Pleuropogon sabinii*, *Carex minuscula*, *Ranunculus spitzbergensis*, *R. pallasi* и некоторые псаммофиты (*Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *C. jenisejense*). Специфическое ядро представлено 12 облигатными и 14 факультативными галофитами, что беднее, чем в приморских флорах других секторов Арктики. Среди географических групп доминируют арктические и циркумполярные виды (70.1 и 73.6 % соответственно).

В приморских парциальных флорах (ППФ) различных пунктов реализуется 43—62 % объединенной приморской флоры. Сходство ППФ поддерживается на уровне 70—80 %, а мера включения колеблется от 52.4 до 88.9 %. Значительные различия в составе ППФ связаны с различиями в подзональном положении, степени морского воздействия и с общей молодостью территории.

Растительность приморских экотопов Арктики представляет собой специфические по набору видов группировки, связанные в своем существовании с влиянием соленых морских вод. Эти группировки занимают зону маршей — аккумулятивные берега морей в приливно-отливной полосе. Как правило, это плоская, слабо наклонная в сторону моря низина, сложенная песчано-илистыми и суглинистыми отложениями. Хорошим маркером является полоса плавника, вслед за которой начинается повышение местности, нередко переходящее в песчаные дюны.

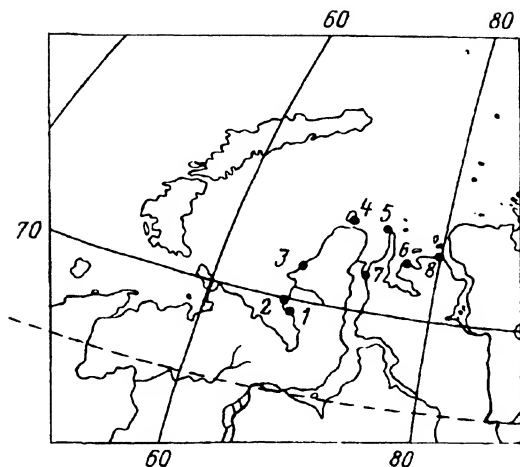
В литературе известно лишь несколько работ по флоре и растительности приморских экотопов российской Арктики. Работы А. И. Лескова (1936) и А. А. Корчагина (1937) касаются европейской Арктики, работа Л. А. Сергиенко (1985) — Чукотского п-ова. О флоре приморских экотопов сибирской Арктики известно лишь из кратких описаний лайд (местное название растительности приморских экотопов) или маршей, приводимых в работах по флоре и растительности Арктики (Городков, 1932; Тихомиров, 1948; Александрова, 1963; Дервиз-Соколова, 1966; Ребристая, 1966, 1977, 1995; Тихомиров и др., 1966; Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Филин, Юрцев, 1966; Матвеева, Заноха, 1985; Кожевников, 1989; Кузаев и др., 1994). Список можно продолжить, однако суть заключается в том, что во всех этих работах лишь очень кратко перечисляются основные доминанты приморских экотопов, большинство из которых встречается повсеместно: *Carex subspathacea*,¹ *C. glareosa*, *C. ursina*, *Puccinellia phryganodes*, *P. tenella*, *Dupontia psilosantha*, *Phippsia algida*, *Calamagrostis deschampsiioides*, *Stellaria humifusa*, *Honkenya peploides* subsp. *diffusa*, *Mertensia maritima*, *Arctanthemum arcticum*. В целом же парциальная флора приморских экотопов Сибири до сих пор не описана в литературе.

В Западносибирской Арктике приморская растительность распространена по берегам Карского моря (она узкой полосой тянется вдоль высоких абразионных берегов западного побережья п-ова Ямал, окаймляет острова Белый и Шокальского, а также северное побережье Гыданского п-ова). Небольшие участки приморской

¹ Названия растений приводятся по сводкам «Арктическая флора СССР» (1961—1987) и «Сосудистые растения России и сопредельных государств» (Черепанов, 1995).

Рис. 1. Места изучения парциальных флор приморских экотопов.

1 — Хахаяя, 2 — п-ов Марресале, 3 — пос. Харасавэй, 4 — о-в Белый, 5 — о-в Шокальского, 6 — мыс Матюйсале, 7 — мыс Хоноресале, 8 — мыс Лескина.



растительности встречаются на берегах Обской губы и Енисейского залива, куда достигают соленые воды Карского моря. В устьях рек, где высокие берега отступают от моря, приморская растительность занимает большие площади, на 100—200 м вдаваясь в глубь материка.

Описание приморских сообществ произведено автором в 1972—1989 гг. в следующих 8 пунктах Западносибирской Арктики (рис. 1).

1, 2 — подзона северных гипоарктических тундр, южная полоса.

1. Устье р. Хахаяя ($69^{\circ} 35' \text{ с. ш.}, 67^{\circ} 35' \text{ в. д.}$), VIII 1977 г., западный берег п-ова Ямал, побережье залива Мутного Байдарацкой губы Карского моря. Полоса приморской растительности занимает низменный берег южной экспозиции с многочисленными озерами-лужичами и протоками. Вязкие илстые наносы серо-черного цвета издают сильный запах сероводорода. Илстые наносы сменяются песчаными, которые тянутся до полосы плавника. За плавником невысоким уступом (около 60 см выс.) начинается пологий шлейф, заросший *Salix reptans* и *Carex rariflora* (!) и сплошным моховым покровом из *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus uncinatus*, видов *Polytrichum*, *Sphagnum*, *Bryum*, печеночных мхов.

2. П-ов Марресале ($69^{\circ} 50' \text{ с. ш.}, 67^{\circ} 10' \text{ в. д.}$), VIII 1973 г., западный берег п-ова Ямал, юго-западное побережье Карского моря. Полоса приморской растительности тянется вдоль всего полуострова, расширяясь в местах впадения ручьев. Преобладают суглинистые отложения; лишь за полосой плавника на отдельных участках встречаются песчаные дюны.

3—8 — подзона арктических тундр.

3. Окр. пос. Харасавэй ($71^{\circ} 10' \text{ с. ш.}, 67^{\circ} 00' \text{ в. д.}$), VII—VIII 1978 г., западный берег п-ова Ямал, юго-западное побережье Карского моря. Южная полоса арктических тундр. Приморская растительность тянется узкой полосой вдоль абразионного берега, наступаая в приустевых участках вверх по речным долинам. Под береговыми откосами развиты илесто-суглинистые отложения, аккумулирующие как морские, так и абразионные наносы. В местах, где берег отлогий, преобладают песчаные отмели с многочисленными озерами, переходящие за полосой плавника в песчаные дюны.

4. О-в Белый ($73^{\circ} 12' \text{ с. ш.}, 71^{\circ} 30' \text{ в. д.}$), VII—VIII 1984 г. Северная полоса арктических тундр. О-в Белый в Карском море расположен в непосредственной близости от п-ова Ямал и отделен от него мелководным проливом Малыгина. Исследованы юго-восточная (побережье пролива Малыгина и побережье Карского моря) и восточная (побережье залива Паха) части острова. Приморская растительность хорошо развита, широкой полосой окаймляет остров с юга, на востоке отмечена в местах впадения ручьев и вдоль берега внутреннего залива Паха. На восточно-юго-восточной стороне острова на многих участках приморская низина переходит в песчаные дюны, на южной стороне — в шлейфы берегового склона.

5. О-в Шокальского ($73^{\circ} 00' \text{ с. ш.}, 74^{\circ} 10' \text{ в. д.}$), VIII 1984 г. Северная полоса арктических тундр. Остров расположен в Карском море, чуть севернее п-ова Явай

(северо-западная оконечность Гыданского п-ова), и отделен от него мелководным Гыданским проливом. Обследован юго-западный берег острова. Приморская растительность образует полосу вдоль всего юго-западного берега острова, ограниченную крутыми береговыми обрывами и шлейфами склонов, занятыми разнотравными луговыми группировками и разнотравными тундрами.

6. Мыс Матюйсале (72° 00' с. ш., 76° 25' в. д.), VII—VIII 1989 г., северное побережье п-ова Мамонта, в устье р. Салем-Лекабтамба. Северная полоса подзоны арктических тундр. Побережье омывается водами Гыданской губы Карского моря. Приморская растительность развита на левом берегу реки в ее устье, где распространены песчано-илистые отмели с многочисленными озерками, переходящие в песчаные заросшие низины и песчаные дюны. В удалении от моря на речной террасе распространены различные варианты осоковых и пушицевых болот.

7. Мыс Хоноресале (71° 25' с. ш., 73° 05' в. д.), VII—VIII 1987 г., западный берег Гыданского п-ова, омываемый водами Обской губы в 150 км от впадения ее в Карское море. Устье р. Нгарка-Хортыха. Южная полоса подзоны арктических тундр. Приморская растительность развита на левобережье реки, где наносы реки и Обской губы создали плоскую равнину с вязким суглинистым грунтом, лишь по южному краю долины переходящую в песчаные дюны. На лайдах в связи с малой соленостью воды встречается много тундровых видов, при этом собственно галофиты сохраняют свои позиции.

8. Мыс Лескина (72° 18' с. ш., 79° 29' в. д.), VII—VIII 1972 г., северо-восточный берег Гыданского п-ова, побережье Енисейского залива при выходе в Карское море. Южная полоса подзоны арктических тундр. Прибой почти вдоль всей береговой линии подмывает берега. На узких полосах песчаных пляжей разрастаются тундровые виды, и только в устьях рек, где высокие берега отступают, встречаются фрагменты приморской растительности. Полосы плавника достигают 50—100 м шир., представляя собой песчаную заболоченную низину с доминированием *Carex concolor*. Засоленность побережья очень низкая, что позволяет вегетировать обычным тундровым видам. В мелководных озерках повсюду много *Pleuropogon sabinii*, вместе с ним часто растут *Ranunculus pallasii*, *R. hyperboreus*, *Caltha arctica*.

В зависимости от ширины низменного берега и силы приливов приморская растительность образует полосы-зоны (от 1 до 5 зон), каждая из которых характеризуется вполне определенным набором видов.

Зона 1. Песчано-илистый пляж, ежедневно заливаемый морскими водами. Озерки-лужицы покрывают до 30 % площади. Растительность сложена монодоминантной группировкой *Puccinellia phryganodes*, проективное покрытие которой колеблется от 30 до 80 %. Тонкий рыхлый ковер состоит из вегетативных побегов бескильницы, генеративные побеги встречаются очень редко. Мхи полностью отсутствуют.

Зона 2. Менее сырая низина, периодически заливаемая морскими водами, грунт более стабилен, преобладают суглинисто-песчаные отложения, нередко песчаные на поверхности. Растительность представлена осоковыми галофитными сообществами из *Carex subspathacea* с небольшим участием других осок (*C. glareosa*, *C. ursina*) и злаков (*Puccinellia phryganodes*, *Calamagrostis deschampsiioides*, *Dupontia psilosantha*). Из разнотравья изредка встречаются *Stellaria humifusa*, *Ranunculus tricrenatus*, *Triglochin maritimum*. Проективное покрытие достигает 80 %, причем травы составляют около 70 %, а мхи, образующие местами очень тонкий слой, — до 20 % (*Drepanoladus exannulatus*, *Bryum* sp.).

Зона 3. Полоса, заливаемая изредка, при сильных нагонных ветрах. Сырые пониженные участки перемежаются с песчаными повышениями. Основу растительности составляют разнотравно-злаковые гигро-галофитные сообщества со сплошным покровом из *Dupontia psilosantha*, *Stellaria humifusa* с участием *Calamagrostis deschampsiioides*, *Carex glareosa*, *C. ursina*, единичными видами разнотравья (*Cerastium regelii*, *Ranunculus hyperboreus*, *Cochlearia arctica*, *C. groenlandica*, *Senecio congestus*). Проективное покрытие достигает местами 90 %, причем мхи составляют

до 50 % (*Drepanocladus exannulatus*, *D. uncinatus*, *Campylium zemliae*, печеночный мох *Cephaloziella arctica*). На песчаных буграх встречаются латки *Honkenia peploides* subsp. *diffusa*.

Зона 4. Понижение с большим количеством луж и озерков перед полосой плавника. Возможно, является менее засоленным вариантом зоны 3. В мелких озерках разрастаются *Hippuris tetraphylla*, *H. lanceolata*. На большей части зоны развиты злаковые (*Dupontia psilosantha*, *D. fisheri*, *Arctophila fulva*) и осоково-пушицевые (*Carex concolor*, *C. minuscula*, *Eriophorum scheuchzeri*) заболоченные сообщества с участием *Stellaria humifusa*, в небольшом обилии появляются *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, изредка *Arctanthemum hultenii*. Моховой покров пятнами покрывает 60 % площади; доминируют *Campylium zemliae*, *C. polygamum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Calliergon sarmentosum*; печеночные мхи составляют до 30 %.

Зона 5. Полоса плавника. До нее докатываются волны в шторм — это наиболее удаленная полоса, испытывающая периодически влияние морских вод. Песчаный пляж с неровным микрорельефом — небольшими западинами и повышениями около стволов плавника, песчаными буграми и озерками. Растительность разнообразна, доминируют злаковые группировки из *Dupontia psilosantha*, *D. fisheri*, *Arctophila fulva* с участием *Carex concolor*, *C. minuscula*, *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*, *Saxifraga foliolosa*, *Caltha arctica*, *Petasites frigidus*. В этой полосе среди плавника в массе встречаются *Saxifraga hyperborea*, *Tripleurospermum hookeri*, а на песчаных гривках разрастаются *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Luzula confusa*, *Stellaria edwardsii*, *Rumex graminifolius*, *Polemonium boreale*, *Tanacetum bipinnatum*.

Такой обширный профиль приморской галофитной растительности выражен в наиболее широких участках карского побережья, в некоторых местах представлены лишь зоны 1 и 2, местами — 1 и 5. Иногда галофитная растительность не образует зон, а встречается отдельными пятнами среди псаммофитной растительности песчаных пляжей.

В табл. 1 приводится список объединенной парциальной флоры (ОПФ) с указанием принадлежности видов к экологическим и географическим группам и встречаемости видов по зонам приморских экотопов.

В ОПФ приморских экотопов Западносибирской Арктики отмечено 57 видов сосудистых растений, относящихся к 18 семействам, 37 родам (табл. 1). По числу видов доминируют семейства *Poaceae* (11 родов, 15 видов), *Cyperaceae* (2 рода, 8 видов), а также *Asteraceae* (5 родов, 5 видов), *Caryophyllaceae* (3 рода, 5 видов), *Brassicaceae* (2 рода, 5 видов). В ОПФ по сравнению с арктическими локальными флорами (ЛФ) повышена роль сем. *Asteraceae*, а по сравнению с северными гипоарктическими ЛФ — сем. *Brassicaceae*. В приморской ОПФ европейской Арктики отмечено 63 вида (Лесков, 1936; Корчагин, 1937), на Чукотском п-ове — 58 видов (Сергиенко, 1985), что указывает на достаточную стабильность числа видов этих экотопов.

Специфическое ядро ОПФ сложено 12 видами — облигатными галофитами, приуроченными исключительно к приморской полосе. Эти виды характерны для зон 1—3, где засоленность наиболее выражена.

Постоянно в приморских парциальных флорах (ППФ) всех пунктов встречаются *Puccinellia phryganodes*, *Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *Stellaria humifusa*, а также *Calamagrostis deschampsoides*, отсутствующий лишь в ППФ мыса Хоноресале и мыса Лескина (из-за сильного опреснения экотопов). Только в арктических ППФ отмечены *Carex ursina*, *C. minuscula*, только в гипоарктических — *Ranunculus tricrenatus*, *Hippuris tetraphylla* и *Arctanthemum hultenii*. Непостоянен в ППФ и *Honkenia peploides* subsp. *diffusa*, что связано с локальным распространением песчаных засоленных субстратов. Только 1 раз найден *Triglochin maritimum* (ЛФ Харасавэй).

3 вида из числа облигатных галофитов встречаются только в зонах 4 и 5.

1. *Carex minuscula* (Kuvajev) Rebr. sp. et stat. nov. (*Carex concolor* R. Br. var. *minuscula* Kuvajev, 1994, в Куваев и др. Раст. покров о-ва Сибирякова: 52. = *C. concolor* R. Br. × *C. subspathacea* Wormsk. ex. Hornem), растущий на задернованных

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав объединенной приморской парциальной флоры
Западносибирской Арктики

Виды	Группы			Географические пункты							
	экологические	географические		1	2	3	4	5	6	7	8
		долготные	широтные								
<i>Puccinellia phryganodes</i> (Trin.) Scribn. et Merr.	ОГ	ЕАЗ	А	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2	1, 2
<i>Carex glareosa</i> Wahlenb.	ОГ	Ц	А	2, 3	2, 3	2	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2
<i>C. subspathacea</i> Wormsk. ex Hornem.	ОГ	Ц	А	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2
<i>Stellaria humifusa</i> Rottb.	ОГ	Ц	А	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2, 3	2	2, 3	2
<i>Dupontia psilosantha</i> Rupr.	ФГ	Ц	А	2,3,4	3	2, 4	3, 4	3, 4	3	2, 3	4
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	ФГ	Ц	ГА	5	5	5	5	4, 5	4, 5	5	5
<i>Saxifraga hyperborea</i> R. Br.	ФГ	Ц	А	4, 5	4, 5	4, 5	4, 5	4, 5	4, 5	4, 5	5
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br.	Т	Ц	А	5	5	5	4, 5	4, 5	4, 5	5	5
<i>Carex concolor</i> R. Br.	Т	Ц	А	4, 5	5	5	4, 5	3, 5	4, 5	4, 5	5
<i>Ranunculus hyperboreus</i> Rottb.	ФГ	Ц	А	3	3	3	4	3		3	5
<i>Saxifraga cernua</i> L.	Т	Ц	АА	5	5	5	4, 5	4, 5	5	5	
<i>Calamagrostis deschampsoides</i> Trin.	ОГ	Ц	А	3	2	2	2, 3	3	3		
<i>Tripleurospermum hookeri</i> Sch. Bip.	ФГ	Ц	А	5	5	5			5	5	5
<i>Cochlearia groenlandica</i> L.	ФГ	Ц	А	3, 5	5		5	5	5	4, 5	
<i>Carex ursina</i> Dew.	ОГ	Ц	А			3	2,3,4	3		2, 3	2
<i>C. minuscula</i> (Kuvajev) Rebr.	ОГ	С	А				4, 5	4, 5	4, 5	4, 5	5
<i>Honkenia peploides</i> (L.) Ehrh. subsp. <i>diffusa</i> (Hornem.) Hult.	ОГ	Ц	А	4	3	4		4			
<i>Cochlearia arctica</i> Schlecht.	ФГ	Ц	А	3	3					4	3
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	ФГ	Ц	АА	4			4	4, 5		3, 5	
<i>Festuca rubra</i> L. subsp. <i>arctica</i> (Hack.) Govor.	Т	Ц	АА	5			5			5	5
<i>Hippuris lanceolata</i> Retz.	ФГ	Ц	ГА	3		3				3	
<i>Caltha arctica</i> R. Br.	Т	зам ЕАЗ	А	4				3	4		
<i>Ranunculus pallasii</i> Schlecht.	Т	Ц	А	4				4		4	
<i>Salix reptans</i> Rupr.	Т	ЕАЗ	ГА	5					5	5	
<i>Poa alpigena</i> (Blytt) Lindm. subsp. <i>colpodea</i> Jurtz. et Petrovsky	Т	Ц	А	5						5	5
<i>Deschampsia obensis</i> Roshev.	Т	ЕАЗ	ГА			5	5		5		
<i>Hippuris tetraphylla</i> L. f.	ОГ	Ц	ГА	3	3						
<i>Arctanthemum hultenii</i> (A. et D. Löve) Tzvel.	ОГ	Ц	А	4, 5	4						
<i>Cerastium regelii</i> Ostenf.	Т	Ц	А				3	3			
<i>Stellaria edwardsii</i> R. Br.	Т	Ц	А				5	5			
<i>Luzula confusa</i> Lindl.	Т	Ц	АА				5			5	
<i>Ranunculus spitzbergensis</i> Hadač	ФГ	ЕАЗ	А				5			4	
<i>Pleuropogon sabinii</i> R. Br.	Т	Ц	А					4			5
<i>Saxifraga foliolosa</i> R. Br.	Т	Ц	АА						4, 5	4, 5	
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	Т	Ц	АА							5	5

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Группы			Географические пункты							
	экологические	географические		1	2	3	4	5	6	7	8
		долготные	широтные								
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries	Т	зам ЕАЗ	АБ							5	5
<i>Montia lamprosperma</i> Cham.	ФГ	Ц	Б	3							
<i>Ranunculus tricrenatus</i> (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky	ОГ	ЕАЗ	А		2						
<i>Rhodiola rosea</i> L.	ФГ	Ц	ГАА		5						
<i>Senecio congestus</i> (R. Br.) DC.	ФГ	Ц	ГА		3						
<i>Triglochin maritimum</i> L.	ОГ	Ц	Б			2					
<i>Poa arctica</i> R. Br.	Т	Ц	АА				4				
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.	ФГ	Ц	А						3		
<i>Equisetum arvense</i> L. subsp. <i>boreale</i> (Bong.) Tolm.	Т	Ц	ГА							5	
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	Т	Ц	А							5	
<i>Eriophorum polystachion</i> L.	Т	Ц	АБ							5	
<i>E. russeolum</i> Fries	Т	Ц	А							4, 5	
<i>Luzula wahlenbergii</i> Rupr.	Т	Ц	ГА							5	
<i>Rumex graminifolius</i> Lamb.	Т	ЕАЗ	АА							5	
<i>Cerastium jensejense</i> Hult.	Т	зам ЕАЗ	ГАА							3	
<i>Arabis septentrionalis</i> N. Busch	Т	С	А							5	
<i>Comarum palustre</i> L.	Т	Ц	АБ							4, 5	
<i>Polemonium boreale</i> Adams	Т	Ц	ГАА							5	
<i>Pedicularis sudetica</i> Willd. subsp. <i>interioroides</i> Hult.	Т	замС	А							5	
<i>Tanacetum bipinnatum</i> (L.) Sch. Bip.	Т	зам ЕАЗ	ГА							5	
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	Т	С	А								5
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult. et Schult. f.	Т	Ц	АА								5
Всего видов в локальной ППФ				26	21	18	23	22	18	40	21

Примечание. Экологические группы: ОГ — облигатный галофит, ФГ — факультативный галофит, Т — толерантный вид (тундровый вид, способный существовать в условиях некоторого засоления). Географические группы — долготные: Ц — циркумполярный или почти циркумполярный вид, ЕАЗ — свразиатский, замЕАЗ — западноамериканско-свразиатский (преимущественно свразиатский с захождением на запад Северной Америки), С — сибирский (включая и азиатские виды), замС — то же с захождением на запад Северной Америки; широтные: А — арктический вид, АА — арктоальпийский, ГА — гипоарктический, ГАА — гипоарктоальпийский, АБ — арктоборсальный, Б — борсальный вид. 1—8 — географические пункты (1 — устье р. Хахаяха, 2 — п-ов Маррессале, 3 — окр. пос. Харасавэй, 4 — о-в Белый, 5 — о-в Шокальского, 6 — мыс Матюйсале, 7 — мыс Хонорессале, 8 — мыс Лескина). 1—5 — полосы-зоны приморской растительности.

песчаных субстратах в зонах 4 и 5, нигде, кроме приморских экотопов, не найден. Растения отличаются меньшими по сравнению с *C. concolor* размерами (до 15 см выс.), отсутствием шипика на колосковых чешуях (признак *C. concolor*), вдоль сложенными прицветными листьями (признак *C. subspatheacea*). По данным Т. Г. Полозовой (личное сообщение), корневая система растений *C. minuscula* отли-

чается от таковой у *C. concolor* и идентична таковой у *C. subspatheacea* (четко выражено парциальное кушение с образованием дерновинок), по форме стеблей растения более напоминают *C. concolor*. Таким образом, по всем этим признакам растение не может быть соподчинено ни одному из видов родительской пары и представляет собой самостоятельный гибридогенный вид. В настоящее время *C. minuscula* известен из многих мест Западносибирской Арктики, возможно, распространен шире — вплоть до Чукотки.

2. *Honkenia peploides* subsp. *diffusa* — псаммофит, встречающийся только на песчаных и галечниковых приморских отмелях. Найден нами на песках за приливно-отливной полосой в зонах 4 и 5.

3. *Arctanthemum hultenii*, найденный на западном побережье п-ова Ямал в зоне плавника.

Факультативные галофиты представлены 14 видами, которые наиболее характерны для зоны 3 и особенно 5, но не встречаются в зонах 1 и 2. Постоянно в ППФ всех пунктов встречаются *Dupontia psilosantha*, *Arctophila fulva*, *Saxifraga hyperborea*. Довольно часто отмечены *Ranunculus hyperboreus*, *Cochlearia groenlandica* и *Tripleurospermum hookeri*. Более редко встречаются *Eriophorum scheuchzeri*, *Cochlearia arctica*, *Hippuris lanceolata*, хотя эти виды и достаточно массовы. Редко отмечены в ППФ *Ranunculus spitzbergensis*, *Montia lamprosperma*, *Rhodiola rosea* (последние 2 вида найдены на п-ове Ямал по одному разу именно в ППФ), *Senecio congestus* и *Phippsia algida*.

Толерантные виды составляют наибольшую группу — 31 вид. Однако постоянно во всех ППФ отмечены лишь 3 вида: *Dupontia fisheri*, *Carex concolor* и *Saxifraga cernua*. Остальные виды (в основном псаммофиты, заходящие в полосу плавника, или виды сырых местообитаний) встречаются неповсеместно; 15 из них отмечены только в 2 наименее засоленных ППФ (локальные флоры «Хоноресале» и «мыс Лескина») и в значительной мере являются случайными.

Сравнение ППФ Западносибирской Арктики с ППФ Европейской Арктики и Чукотского п-ова показало, что в западносибирской ППФ отсутствуют многие амфиокеанические (*Potentilla egedii* Wormsk., *Lathyrus japonicus* Willd. subsp. *pubescens* Korobkov, *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray), европейские (*Plantago maritima* L. subsp. *subpolaris* (Andrejev) Tzvel. и *P. maritima* subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl, *Tripolium vulgare* Nees) и чукотские, точнее притихоокеанские (*Arctopoa eminens* (C. Presl) Probat., *Carex gmelinii* Hook. et Arn., *Atriplex gmelinii* C. A. Mey., *Suaeda arctica* Jurtz. et Petrovsky, *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen., *Primula borealis* Duby) облигатные галофиты. К числу видов, отмеченных только в ППФ Западносибирской Арктики, относятся *Deschampsia ohensis*, *Pleuropogon sabinii*, *Ranunculus spitzbergensis*, *R. pallasii*, *Petasites frigidus*, также *Luzula confusa*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *C. jenisejense* — в основном толерантные тундровые виды, предпочитающие в Западносибирской Арктике песчаные субстраты.

Анализ объединенной ППФ по составу географических элементов показал абсолютное преобладание циркулярных и арктических видов в целом в ОПФ (73.6 и 70.1 % соответственно) и среди всех экологических групп (табл. 2). В Западносибирской Арктике отмечен 1 гипоарктический облигатный галофит (*Hippuris tetraphylla*) и 1 бореальный вид (*Triglochin maritimum*), а среди факультативных галофитов — 1 арктоальпийский вид (*Eriophorum scheuchzeri*), 3 гипоарктических (*Arctophila fulva*, *Hippuris lanceolata*, *Senecio congestus*), 1 гипоарктоальпийский (*Rhodiola rosea*) и 1 бореальный (*Montia lamprosperma*) вид. В группе толерантных видов увеличивается число видов гипоарктической фракции (13 видов).

Наряду с преобладающими циркулярными видами в ППФ отмечены 2 евразийских облигатных галофита (*Puccinellia phryganodes*, *Ranunculus tricenatus*), 1 евразийский факультативный галофит (*Ranunculus spitzbergensis*) и 1 сибирский облигатный галофит (*Carex minuscula*). Среди толерантных видов возрастает число евразийских (8) и сибирских (3) видов.

ППФ различных географических пунктов насчитывают в своем составе от 18 до

ТАБЛИЦА 2

Состав и соотношение географических элементов в объединенной приморской парциальной флоре Западносибирской Арктики

Экологические группы	Географические элементы										
	долготные					широтные					
	Ц	ЕАЗ	зам ЕАЗ	С	замС	А	АА	ГА	ГАА	АБ	Б
Облигатные галофиты	9/15.8	2/3.5		1/1.8		10/17.5		1/1.8			1/1.8
Факультативные галофиты	13/22.8	1/1.8				8/14.0	1/1.8	3/1	1/1.8		1/1.8
Толерантные виды	20/35.1	4/7	4/7	2/3.5	1/1.8	13/22.8	8/14.0	5/8.8	2/3.5	3/5.3	
Всего в группе	42/73.6	7/12.3	4/7	3/5.3	1/1.8	31/54.4	9/15.8	9/15.8	3/5.3	3/5.3	2/3.5
Фракции	Циркум-полярная	Евразийская		Сибирская		Арктическая		Гипоарктическая		Бореальная	
Всего во фракции	42/73.6	11/19.3		4/7		40/70.1		12/21.1		5/8.8	

Примечание. В числителе — абсолютное число видов в географической группе; в знаменателе — доля от общего числа видов объединенной приморской парциальной флоры, %. Обозначения групп те же, что и в табл. 1.

40 видов. Они составляют от 14 (ЛФ «Харасавэй») до 30 % (ЛФ «о-в Белый») соответствующих локальных флор. Если исключить из общего списка те 15 видов, которые отмечены только в ППФ «Хоноресале» и «мыс Лескина», т. е. там, где в прибрежных экотопах в силу их слабого засоления встречается много псаммофитных тундровых видов, то выявляется, что в ППФ различных пунктов Западносибирской Арктики реализуется от 43 («Харасавэй», «Матюйсале») до 62 % («Хахаяха»)

ТАБЛИЦА 3

Матрица сходства приморских парциальных флор различных географических пунктов Западносибирской Арктики

ППФ	Хахая- яха	Марре- сале	Хараса- вэй	О-в Бе- лый	О-в Шо- каль- ского	Матюй- сале	Хонорес- сале	Мыс Лес- кина
Хахаяха		76.5	72.7	65.3	70.8	68.2	54.5	59.6
Марресале	85.7		71.8	59.1	60.5	66.7	45.9	57.1
Харасавэй	88.9	77.8		63.4	70.0	72.2	41.3	61.5
О-в Белый	69.6	61.2	72.2		80.0	68.3	47.6	59.1
О-в Шокаль- ского	77.3	66.7	77.8	81.8		70.0	51.6	51.2
Матюйсале	83.3	72.2	72.2	77.8	77.8		48.3	56.4
Хоноресале	53.8	66.7	66.7	65.2	72.7	77.8		59.0
Мыс Лескина	66.7	57.1	66.7	61.9	52.4	61.1	85.7	

Примечание. В правом верхнем углу — меры сходства Сьерсенена—Чекановского; в левом нижнем — меры сходства Симпсона (наибольшая из 2 мер включения).

общего списка западносибирской приморской ПФ. Сходство ППФ различных пунктов между собой поддерживается на уровне 70—80 %, за исключением ППФ «Хоноресале» и «мыс Лескина», связь между которыми падает до уровня 59 %, так же как и связь с ними (через ППФ «Хахаяха»). Мера включения меньшей ППФ в большую в различных парах ЛФ колеблется от 52.4 до 88.9 %, что указывает на достаточное разнообразие приморских парциальных флор (табл. 3; рис. 2).

Облигатные и факультативные галофиты составляют в ППФ более половины всех видов: от 57.2 (ЛФ «мыс Лескина») до 85.7 % (ЛФ «Марресале»). Наиболее постоянны число и состав облигатных галофитов; факультативные галофиты более разнообразны; состав толерантных видов наименее константен. Обращает на себя внимание ППФ «Хоноресале», где толерантные виды составляют 60 % ПФ при сохранении числа видов облигатных и факультативных галофитов (табл. 4).

В целом приморская ОПФ Западносибирской Арктики сохраняет общие черты приморских флор: наличие постоянного ядра облигатных и факультативных галофитов; доминирование среди долготных групп циркумполярных видов, среди широтных — арктических видов. Однако в ней проявляется общее обеднение флоры этого сектора: отсутствуют некоторые облигатные и факультативные галофиты, характерные для приморских флор других регионов Арктики. Значительно отличается и состав толерантных видов. ППФ имеют большие различия в видовом составе, приморская флора реализуется в них лишь наполовину, что связано с общей молодостью территории, различиями в подзональном положении и степени морского влияния. В ППФ отмечены редкие виды как для всей Западносибирской Арктики, так и для п-ова Ямал. Спорадически распространены *Carex ursina*, *Ranunculus*

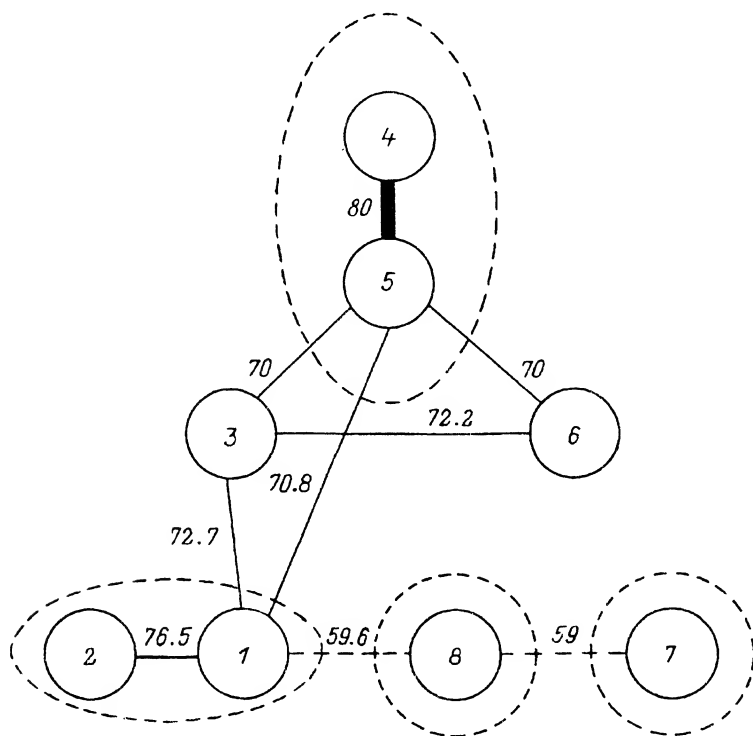


Рис. 2. Оптимальный дендрит сходства видового состава приморских парциальных флор.

1—8 — парциальные флоры (те же, что на рис. 1 и в табл. 1).

ТАБЛИЦА 4

Состав и соотношение экологических групп видов приморских парциальных флор различных географических пунктов Западносибирской Арктики

Экологические группы	Географические элементы							
	Хахая- яха	Марре- салс	Хараса- вэй	О-в Бс- лый	О-в Шо- каль- ского	Матюй- салс	Хонорс- салс	Мыс Лес- кина
Облигатные галофиты	7/26.9	8/38	7/38.9	7/30.4	7/31.8	6/33.3	6/15	6/28.6
Факультативные галофиты	11/42.3	10/47.6	7/38.9	7/30.4	7/31.8	6/33.3	10/25	6/28.6
Толерантные виды	8/30.8	3/14.3	4/22.2	9/39.1	8/36.4	6/33.3	24/60	9/42.8
Всего в локальной ПФ	26/100	21/100	18/100	23/100	22/100	18/100	40/100	21/100

Примечание. В числителе — абсолютное число видов в группе; в знаменателе — доля от общего числа видов в ПФ, %.

spitzbergensis, *Arctanthemum hultenii*, по 1 разу найдены *Rhodiola rosea*, *Montia lamprosperma*, *Triglochin maritimum*, что указывает на необходимость охраны достаточно редких для Западносибирской Арктики приморских экотопов в целях сохранения видового разнообразия в этом секторе Арктики.

В заключение приношу сердечную благодарность моим товарищам по экспедиции, помогавшим в сборе материала: Е. Н. Андреевой, В. В. Горшкову, Т. Г. Полозовой, О. В. Хитун.

Работа была выполнена при поддержке фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Тр. Арктич. и Антарктич. ин-та. 1963. Т. 224. Новосибирские острова. С. 6—36.
- Арктическая флора СССР. Вып. I—X. Л., 1961—1987.
- Городков Б. Н. Почвы Гыданской тундры // Тр. Полярной комиссии. 1932. Вып. 7. С. 1—78.
- Дервиз-Соколова Т. Г. Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок Уэлен — мыс Дежнева) // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 80—107.
- Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л., 1989. 176 с.
- Корчагин А. А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1937. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 2. С. 223—334.
- Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. М., 1994. 138 с.
- Лесков А. И. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 1. С. 96—116.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. О флоре и растительности острова Сибирякова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 616—624.
- Ребристая О. В. Список сосудистых растений острова Муостах (губа Буорхая, арктическая Якутия) // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 41—43.
- Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
- Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.
- Сергиенко Л. А. Флора и растительность приморской полосы Чукотского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 16 с.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 84 с.

Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А. К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 58—79.

Тихомиров Б. А., Петровский В. В., Юрцев Б. А. Флора окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) // Там же. 1966. С. 7—40.

Филин В. Р., Юрцев Б. А. Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа) // Там же. 1966. С. 44—57.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1996

SUMMARY

Flora of the coastal habitats has been studied in 8 localities in the West Siberian Arctic. It numbers 57 species belonging to 37 genera and 18 families. Only here costal flora includes *Deschampsia obensis*, *Pleuropogon sabinii*, *Carex minuscula*, *Ranunculus spitzbergensis*, *R. pallasii* and some psammophytes, such as *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *C. jenisejense*. Unlike coastal floras of the other sectors of the Arctic the specific core of the above flora is represented by 12 obligate and 14 facultative galophytes. Arctic and circumpolar species dominate among the geographic groups (70.1 and 73.6 % correspondingly).

The coastal partial floras (CPF) of various localities contain 43—62 % of the total coastal flora. Similarity of CPF is supported at the 70—80 % level and the measure of inclusion fluctuates from 52.4 to 88.9 %. Valuable differences in species composition of CPF are resulted from the differences in subsonal position, the degree of the sea influence and the geologically recent age of the area.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272 (268.56)

© К. Л. Виноградова

БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (*Phaeophyta*) ЧУКОТСКОГО МОРЕЯK. L. VINOGRADOVA. THE BROWN ALGAE (*Phaeophyta*) OF THE CHUKCHI SEA

Приведены наиболее полные сведения о флоре *Phaeophyta* российского побережья Чукотского моря, основанные преимущественно на материалах из Колючинской губы. Аннотированный список включает в себя 24 вида, 11 из которых указываются для моря впервые. В аннотациях к видам содержатся данные по морфологии, характеристика местообитаний, состояния зрелости и количественного развития, указываются местонахождения в пределах моря и тип ареала.

До настоящего времени на сибирском побережье Чукотского моря было известно всего 13 видов *Phaeophyta*. Ф. Kjellman (1883) указывал для этого района 10 видов (включая синонимы 13 видовых названий), через 100 лет к этому короткому списку были добавлены еще 3 вида (Петров, 1972; Кукк, 1984). В результате настоящего исследования выявлены 24 вида, 18 родов и 13 семейств бурых водорослей. Из этого списка 1 вид — *Lithoderma fatiscens* Aresch. — указывается только по литературным свидетельствам, все остальные изучены автором по материалам Гидробиологической экспедиции Зоологического института РАН 1986 года, работавшей в Колючинской губе и у мыса Сердце Камень (далее — ЗИН), и по коллекциям Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Виноградова, 1997). Это позволило почти вдвое увеличить известный ранее список и уточнить прежние указания. Новые для района виды отмечены звездочкой. Аннотации к видам составлены по изученным автором материалам. Они включают в себя характеристику морфологических особенностей и размеров слоевища, состояния зрелости, местообитания, количественного развития и места в структуре сообществ, указания местонахождений в пределах сибирского побережья моря, характеристику ареала. Широтная характеристика ареалов дана в соответствии с системой зонального фитогеографического районирования океана, разработанной А. Д. Зиновой, с некоторыми изменениями (Виноградова, 1997). Для известных из литературы видов дается ссылка только на ту работу, в которой вид указывается впервые.

Семейства расположены в том порядке, который принят в работе G. South, I. Tittley (1986), за некоторыми исключениями. Роды в семействах и виды в родах расположены по алфавиту. Координаты указываемых в статье местонахождений видов приведены в статье К. Л. Виноградовой (1997).

*Phaeophyta**Ectocarpaceae* Agardh

* *Gononema aecidioides* (Rosenvinge) P. Pedersen, 1981 : 270, fig. 18—22. — *Entonema aecidioides* (Rosenvinge) Kylin, 1947 : 21, fig. 18; Зинова, 1953 : 77, рис. 67.

Микроскопический эндофит. Нити рыхло стелющиеся между клетками внутренних тканей базифита и собранные в компактные псевдопаренхимные структуры под коровым слоем слоевища базифита. Вертикальные нити 1—2-клеточные, несущие

одногнездные зоидангии 10—12 мкм шир. и волоски. С одногнездными зоидангиями в конце сентября. Многогнездные зоидангии не обнаружены.

Образует многочисленные точечные скопления нитей преимущественно на *Alaria esculenta*, реже на *Laminaria saccharina*, на глубине 3—5 м.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Высокобореально-арктический амфибореальный вид. В России известен из морей Баренцево и Белое.

В Северном Ледовитом океане вид был известен из приатлантического сектора — с побережья Гренландии, откуда он был описан, восточной Канады, Шпицбергена, Баренцева и Белого морей. Наличие вида в Чукотском море, которое находится в пределах распространения водных масс из Тихого океана, при отсутствии в других районах Арктики заставляет относить его к тихоокеанскому географическому элементу во флоре Чукотского моря и считать, что его присутствие здесь свидетельствует о непосредственных связях чукотоморской и тихоокеанской флор.

В первоописании вид характеризуется одногнездными спорангиями яйцевидной формы 29—41 мкм дл., 17—22 мкм шир. (Rosenvinge, 1893 : 894, fig. 27AB). Позднее их наличие подверглось сомнению, а клетки подобной формы (аскоцистовидные) трактовались как abortивные многогнездные спорангии (Lund, 1959; Pedersen, 1981). В многочисленном материале из Чукотского моря, собранном 28—30 сентября, многогнездные спорангии отсутствовали полностью при обильном развитии обсуждаемых здесь структур. Последние имели типичную для одногнездных спорангиев яйцевидную и булавовидную форму; среди них наблюдались молодые, зрелые и пустые клетки; зрелые были поделены по типу одногнездных спорангиев; поперечных перегородок ни в зрелых, ни в пустых клетках не наблюдалось. Все это однозначно показывает, что данные клетки являются одногнездными спорангиями.

Обычно данный вид связывают с видами *Laminaria*. В Тихом океане он отмечался также на видах *Undaria* и *Hedophyllum*. В нашем материале массовые поселения *Gononema aecidioides* наблюдались на пластинах и спорофиллах *Alaria esculenta* и единичные — на *Laminaria saccharina*.

* *Mikrosyphar polysiphoniae* Kuckuck, 1897 : 29; Pedersen, 1984 : 36, fig. 24; Kornmann, Sahling, 1977 : 274, fig. 157.

Микроскопический эндофит, развивается во внешних клеточных стенках слоевища базифита. Слоевище стелющееся, не имеющее определенных очертаний, состоящее из однорядных свободно разветвленных нитей и однослойных псевдопаренхимных участков, вертикальные нити отсутствуют. Клетки мелкие, 3—6(8) мкм в диам., 3—5-угольные, преимущественно 4-угольные, изодиаметрические. Волоски отсутствуют. В конце сентября в стерильном состоянии.

Обнаружен на *Polysiphonia urceolata* и *Phycodrys rubens*. Редкий вид.

Колючинская губа — ЗИН. Бореально-арктический североатлантическо-ледовитоморский вид. Для арктических морей указывается впервые.

До сих пор вид был известен в европейских бореальных и североамериканских высокобореальных водах. Новое местонахождение находится далеко за пределами известного ареала вида, однако вряд ли этот факт можно расценивать как свидетельство его более широкого распространения в прошлом, а Колючинскую губу — как рефугиум. Скорее можно допустить, что *Mikrosyphar polysiphoniae* присутствует и в других арктических районах и не указывался в них по причине трудного обнаружения этого микроскопического организма.

Pilayella littoralis (Linnaeus) Kjellman, 1872 : 99; Зинова, 1953 : 58, рис. 55.

Слоевище в виде бесформенных скоплений или пучков нитей до 1—3 см дл. С одногнездными и многогнездными зоидангиями в августе—сентябре.

Растет на глубине 3—6 м на камнях и водорослях (*Fucus*) в сообществах ламинариевых, *Ahnfeltia plicata*, *Coccotylus truncatus*. Обычный вид. В Колючинской губе встречается часто при незначительном количественном развитии. В районе Питлекая отмечен как довольно обильный.

О-в Колючин — сбор Ю. Петрова 1985 г.; Колючинская губа — Кукк, 1984 : 246, ЗИН; Питлекай — Kjellman, 1883 : 281; мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический циркумполярный вид, широко распространенный по всей бореальной зоне вплоть до тропиков. В Северном Ледовитом океане распространен повсеместно, известен из всех российских морей.

* *Pilayella varia* Kjellman, 1883 : 282, tab. 27, fig. 1—12; Pedersen, 1984 : 13, fig. 1—3, 5—7. — *P. macrocarpa* Foslie, 1887 : 179, tab. 2, fig. 13—15. — *Pilayella* sp. sensu Kornmann, Sahling, 1977 : 108, fig. 54.

Слоевидное в виде узких прядей, разветвленное поочередно и одностороннее; ветви часто сближенные, отходящие подряд от 2—3 клеток основной оси. Характерны короткие боковые веточки, расположенные под прямым углом. Одногнездные зоидангии 1-рядные и 2-рядные, в виде коротких цепочек или гроздьев, преимущественно на коротких боковых веточках. С одногнездными зоидангиями в конце сентября — начале октября.

Встречен на глубине 5 м в сообществе *Laminaria saccharina*, единично. Редкий вид.

Колючинская губа — ЗИН. Высокобореально-арктический североатлантическо-ледовитоморский вид. В России известен из морей Баренцево (включая побережье Земли Франца-Иосифа), Белое, Карское.

Ralfsiaceae Farlow

Lithoderma fatiscens Aresch. emend. Waern, 1949 : 652, fig. 2 e—g.

Рыкайпий, Питлекай — Kjellman, 1883 : 255.

Трактовка вида неоднозначна, большинство имеющихся указаний требуют уточнения, поэтому ареал вида очертить затруднительно.

Вид включен в настоящий список, поскольку указание F. Kjellman (1883) сопровождается рисунком, на котором изображены свойственные данному виду многогнездные зоидангии. Указание вида на о-ве Врангеля (Е. Зинова, 1941, 1952), по-видимому, ошибочно, поскольку образцы, собранные Б. Н. Городковым, на которых основано это указание, были отнесены А. Д. Зиновой (1957 : 159, рис. 6) к *Sorapion kjellmanii*. Однако, судя по приведенному описанию спорангиев, скорее всего, они относятся к обычному в этом районе виду *Pseudolithoderma rosenvingii*.

* *Pseudolithoderma rosenvingii* (Waern) Lund, 1959 : 84. — *Lithoderma rosenvingii* Waern, 1949 : 654, fig. 2h, 3, tab. 2.

Слоевидное тонкокоровидное. Корки мелкие, сливающиеся, плотно прилегающие к субстрату. Вертикальные нити плотно сомкнутые, простые, иногда вильчато разделенные, из 5—9 клеток. Клетки угловато-прямоугольные, уплощенные, реже квадратные, 6.5—12 мкм шир. и 6.5—9 мкм дл. Апикальные клетки округло-конусовидные или лопатовидные, с толстой, часто слоистой оболочкой. С поверхности корки клетки 5—6-угольные, сходные по форме с клетками *Enteromorpha intestinalis*. Волоски отсутствуют. Хлоропласты многочисленные, дисковидные, 7—8 в клетке. Одногнездные зоидангии терминальные, разделенные на 4, до 15 мкм шир. С очень редкими зоидангиями в конце сентября.

Литофит. На гальке и гравии на глубине 3—6 м. Встречается часто, обычный для флоры вид.

Колючинская губа — ЗИН. Высокобореально-арктический североатлантическо-ледовитоморский вид. В пределах России указывался на Земле Франца-Иосифа и в Восточно-Сибирском море (Виноградова, 1986, 1992). По-видимому, на о-ве Врангеля указывался под названиями *Lithoderma fatiscens* (Е. Зинова, 1941, 1952) и *Sorapion kjellmanii* (А. Зинова, 1957). Вероятно, распространен в Арктике циркумполярно.

* *Sorapion kjellmanii* (Wille) Rosenvinge, 1899 : 95. — *Lithoderma kjellmanii* Wille: Wille, Rosenvinge, 1887 : 11, tab. 13, fig. 9—14; tab. 14, fig. 15—21.

Корки субмикроскопические, на пластинчатых водорослях — в виде пятен, на нитевидных — в виде муфт, зеленовато-бурые. Основание стелющееся, из 1—2 слоев клеток, расположенных плотно и ориентированных радиально; на начальной стадии в виде однослойных дисковидных пластинок. Вертикальные нити из 5—13 клеток, 1—2(3) раза повторно разветвленные. Ветвление вильчатое, щитковидное. В нижней части корки и на начальных стадиях развития нити плотно сомкнутые, строго вертикальные; в верхней части корки более рыхло расположенные, слегка вееровидно расходящиеся. Клетки с поверхности округло-многоугольные, на срезе — 4-угольные, 13—17 мкм шир., отношение длины к ширине (0.7—1.3) : 1, чаще субквадратные. Нижние клетки более широкие, верхушечная клетка с утолщенной внешней оболочкой. Настоящие волоски не обнаружены, однако часто встречаются нити с волосовидно измененными верхушками. Эти нити собраны по 2—3 вместе, короче соседних и погружены в слоевище. Хлоропласт 1. Одногнездные зоидангии крупные, грушевидные, 18—24 мкм шир., 25 мкм дл. на коротких нитях, и до 65 мкм дл. на длинных, одиночные, выступающие над поверхностью корки или собраны плотными сорусами. В августе с одногнездными зоидангиями.

Эпифит. Растет на *Fucus evanescens*, *Ahnfeltia plicata* и других видах на глубине 3—9 м. Встречается повсеместно, но единичными экземплярами, заметных разрастаний не образует.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН, Чегытун — сбор Ю. Петрова 1985 г. Высокобореально-арктический североатлантическо-ледовитоморский вид, распространенный в Арктике циркулярно. В российских морях отмечен на Земле Франца-Иосифа, Новой Земле, в Восточно-Сибирском море.

Образцы, обнаруженные в Чукотском море, вполне соответствуют первоописанию вида из Баренцева моря (Wille, Rosenvinge, 1887 : 89, fig. 9—21) по строению стелющейся части слоевища (fig. 9—13), по строению вертикальных нитей, наличию аномальных волосовидных верхушек нитей (fig. 18—20), по форме спорангиев (fig. 21). Дополнительными, не отмеченными в имеющихся описаниях вида (Rosenvinge, 1899; Lund, 1959, и др.), признаками являются наличие развитых щитковидных ветвей и длинные спорангии (до 65 мкм). От других литодермовых отличается единственным хлоропластом, который часто различим с трудом, крупными размерами клеток и зоидангиев, а также более рыхлым сцеплением клеток в верхней части корки.

Myrionemataceae Nägeli

* *Dermatocelis laminariae* Rosenvinge, 1899 : 89, fig. 21; Vinogradova, 1995 : 376, fig. 153.

Микроскопический эндофит, развивается во внешних оболочках коровых клеток видов *Laminaria*. Слоевище дисковидное, 500—800 мкм в диам., из плотно расположенных радиально ориентированных горизонтальных нитей и 2—5-клеточных вертикальных нитей в середине диска. С многочисленными одногнездными зоидангиями в конце сентября.

На *Laminaria saccharina*, преимущественно на молодых пластинах, обильно.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Высокобореально-арктический ледовитоморский вид. Известен в пределах Северного Ледовитого океана на побережье Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, в Восточно-Сибирском море, а также в прилегающих районах Северной Атлантики — в Исландии, южной Гренландии, на американском побережье до Лабрадора. Вероятно, в Арктике распространен циркулярно.

Elachistaceae Kjellm.

Elachista fucicola (Vellay) Areschoug. 1842 : 235, tab. 8, fig. 6—7; Rosenvinge, 1893 : 878, 1935 : 19, fig. 20—23.

Слоевые 2—4 мм дл. Ассимиляционные нити 22—26 мкм шир., часто волосовидно утончающиеся к верхушке. Клетки цилиндрические или слегка бочонковидные, изодиаметрические, заметно укороченные или несколько удлиненные. Короткие базальные нити (парафизы) густые или редкие, прямые или изогнутые, булавовидные или веретеновидные. Клетки базальных нитей 6—10 мкм шир. в нижней части и 15—21 мкм — в верхней, заметно укороченные или почти изодиаметрические. Одногнездные зоидангии грушевидные или вытянуто булавовидные, 25—75 мкм шир. и 40—150 мкм дл., отмечены в конце сентября—начале октября.

Эпифит *Fucus evanescens*, *Devaleraea ramentacea*, *Rhodomela tenuissima*, *Ahnfeltia plicata*. Встречается довольно часто, но единичными мелкими слоевищами.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН, Питлекай — Kjellman, 1883 : 253. Бореально-арктический циркумполярный вид. Отмечен во всех северных морях России, кроме моря Лаптевых.

Растения, собранные на разных базифитах, морфологически не отличимы. На образцах, обрастающих *Rhodomela tenuissima*, наблюдались структуры, описываемые как многогнездные спорангии у *Elachista lubrica* (Jaasund, 1960, и др.). Клетки ассимиляционных нитей подвергаются дополнительным продольным и поперечным делениям с образованием мелкоклеточных структур. Такие деления происходят в отдельных клетках или по всей длине нитей, а также на верхушках парафиз. Нередко в местах деления прорастают дополнительные пучки ассимиляционных нитей. Природа этих спорангиеподобных структур до конца не ясна (Pedersen, 1979). В этой связи следует отметить, что внутреннее строение мелких клеток сходно со строением обычных вегетативных клеток, пустые клетки (что могло бы свидетельствовать о их репродуктивной функции) среди них не обнаружены. Это заставляет вслед за Р. Pedersen (1979) допустить, что наблюдаемые структуры не являются многогнездными спорангиями. Однако вряд ли можно объяснить их возникновение воздействием микроорганизмов (Pedersen, 1979), поскольку они встречаются и на молодых, не обросших бактериями нитях.

Chordariaceae Grev.

Chordaria flagelliformis (O. Müller) Agardh, 1817 : 164; Зинова, 1953 : 98, рис. 81.

Слоевище в виде тонких неразветвленных нитей до 6 см дл. Ассимиляционные нити плотно расположенные, 3—4-клеточные, 8—10 мкм шир., апикальная клетка 9—12 мкм шир. Одногнездные зоидангии 25—36 × 19—32 мкм.

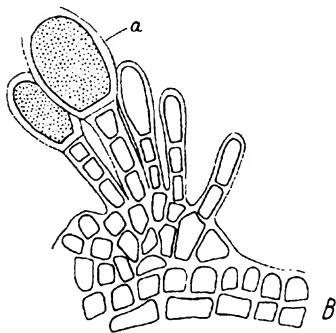
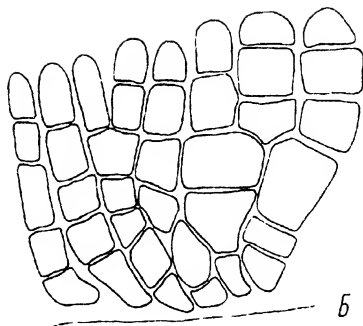
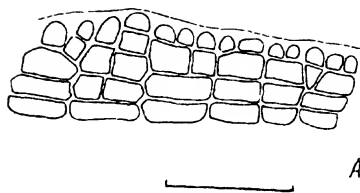
Встречается единично на глубине 3—5 м на каменисто-песчаном грунте в сообществе *Coccotylus truncatus*. Редкий вид.

Рыркайпий, Питлекай — Kjellman, 1883 : 249. Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический вид. В Арктике тяготеет к приатлантическому и притихоокеанскому регионам. На российском побережье известен из морей Баренцево (включая побережье Новой Земли и Земли Франца-Иосифа), Белое, Восточно-Сибирское, не отмечен до сих пор в морях Карское и Лаптевых.

Судя по изученному материалу, в Чукотском море вид представлен редкими растениями и в неразвитой морфологической форме. По-видимому, это характерно для вида в арктических условиях в целом. F. Kjellman (1883) также отмечает, что в Чукотском море *Chordaria flagelliformis* встречается редко и в виде карликовых растений.

* *Sphaerotrichia divaricata* (C. Agardh) Kylin, 1940 : 38, fig. 20C—D; Зинова, 1953 : 98, рис. 80; Перестенко, 1980 : 143, рис. 289, 336. — *S. disessa* (S. et G.) A. Zin., Зинова, 1958 : 1462, рис. 2—4.

Растения до 8 см дл., поочередно разветвленные. Ассимиляционные нити более или менее рыхло расположенные, 4-клеточные, 56—64 мкм дл., 7—10 мкм шир. Апикальная клетка округлая, заметно крупнее остальных, 12—16 мкм шир. Одногнездные зоидангии многочисленные, 46—60 × 25—30 мкм, отмечены в конце сентября.



Sphacelaria mirabilis.

А—В — фрагменты корковидных слоевищ на вертикальном срезе. а — одногнездные зоидангии. Масштабная линейка — 50 мкм.

Растет на глубине 2 м на песчано-каменистых и галечных грунтах. Редкий вид.

Колючинская губа — ЗИН. Бореальный амфибореальный вид. В российских морях Северного Ледовитого океана известен из морей Баренцево, Белое. Указание вида в Восточно-Сибирском море (Виноградова, 1992) требует подтверждения, поскольку оно основывалось на ювенильных образцах.

Sphacelariaceae Decaisne

Sphacelaria arctica Harvey, 1858 : 124; Prud'homme van Reine, 1982 : 147, fig. 318—352.

Слоевище в виде небольших дерновинок или пучков нитей, 1—3 см дл. Найден в стерильном состоянии.

Встречается на глубине 3—6 м в тех же местообитаниях, что и *Sphacelaria plumosa*, часто, но в незначительных количествах. Обычный вид.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН; о-в Колючин, Питлекай — Kjellman, 1883 : 274. Высокобореально-арктический циркумполярный вид. Известен из всех северных морей России.

* *Sphacelaria mirabilis* (Reinke ex Batters) Prud'homme van Reine, 1982 : 168, fig. 380—421, tab. 2a—c.

Слоевище тонкокоровидное, субмикроскопическое. Корки нарастающие друг на друга, многослойные. Однослойный базальный диск образован стелющимися, разветвленными, радиально и вееровидно ориентированными, плотно сомкнутыми нитями. Вертикальные нити 4—5-клеточные, простые, реже дихотомически разделенные, часто сближенные по 2. Клетки на вертикальном срезе прямоугольные и квадратные, в молодых корках нижние клетки широкие, 21—26 мкм шир., и низкие (верхние заметно более мелкие) 11—13 мкм шир. (см рисунок, А). В развитых корках наблюдаются клетки разных размеров вследствие несинхронности клеточных делений в нитях, преобладают субквадратные клетки 12—17 мкм шир. (см. рисунок, Б). Одногнездные зоидангии яйцевидные или сферические, 40—50 × 34—40 мкм, на 1-рядной неразветвленной клеточной ножке, выдаются над коркой (см. рисунок, В), отмечены в начале октября.

Эпилит. На каменисто-песчаном грунте на глубине 5—6 м в сообществе ламинариевых вместе с *Rhodophysemata elegans* и *Pseudolithoderma rosenvingii*. Редкий вид.

Колючинская губа — ЗИН. До сих пор был известен как высокобореальный североатлантический вид. Он указывался только в северной Атлантике: на побережье Америки — в заливе Мэн, на побережье Европы — в Норвегии, Швеции(?), Шотландии, Англии (Wilce, Grocki, 1977; Prud'homme van Reine, 1982). Находку вида в Чукотском море, далеко за пределами известного ареала, можно рассматривать как свидетельство более широкого распространения вида и более тесных связей североатлантической и арктической флор водорослей в прошлом.

Sphacelaria plumosa Lyngbye, 1819 : 103, tab. 30 C; Prud'homme van Reine, 1982 : 116, fig. 212—263.

Слоевище дерновинно-кустистое, до 8 см дл. С одногнездными зоидангиями в конце сентября.

Растет повсеместно. Наибольшего количественного развития достигает на глубине 3—7 м в сообществах *Coccotylus truncatus*, *Ahnfeltia plicata*, являясь в них субдоминантом. Характерный для флоры ценообразующий вид.

Рыркайпий, о-в Колючин, Питлекай — Kjellman, 1883 : 273 как *Chaetopteris plumosa*; Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Высокобореально-арктический циркумполярный вид. Известен из всех северных морей России.

Desmarestiaceae (Thur.) Kjellman

* *Desmarestia viridis* (O. Müller) Lamouroux, 1813 : 25; Зинова, 1953 : 105, рис. 87.

Указывается по единичным находкам фрагментов слоевищ на глубине 5 и 9 м. Редкий вид.

Колючинская губа — ЗИН. Бореально-арктический вид. В Арктике тяготеет к приатлантическому сектору. Распространен в Баренцевом, Белом, Карском морях, не отмечен в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском.

Striariaceae Kjellman

Stictyosiphon tortilis (Ruprecht) Reinke, 1889 : 55; Зинова, 1953 : 133, рис. 110.

В изученном материале из Колючинской губы вид представлен спутанными старыми прорастающими нитями. С многогнездными зоидангиями в августе—сентябре.

Растет на глубине 2—9 м в сообществах *Coccotylus truncatus* и *Ahnfeltia plicata*. Встречается не часто и в незначительных количествах.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 24, ЗИН; о-в Колючин — сбор Ю. Петрова 1985 г.

Dictyosiphonaceae Kütz.

Dictyosiphon foeniculaceus (Hudson) Greville, 1830 : 56, tab. 8; Зинова, 1953 : 137, рис. 22, 33.

Встречены единичные мелкие слабо разветвленные экземпляры на глубине 3—5 м.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 24; о-в Колючин — сбор Ю. Петрова 1985 г.; мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический циркумполярный вид. В Северном Ледовитом океане известен на побережье Канады, Гренландии, Шпицбергена, в морях Баренцево (включая Землю Франца-Иосифа и Новую Землю), Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское.

* *Chorda filum* (Linnaeus) Lamouroux, 1813 : 26; Зинова, 1953 : 144, рис. 24, 39 Е, 118.

Слоевище тонкое, 0.5—1.2 мм шир., около 10 см дл. Со спорангиями в конце сентября.

Встречены единичные мелкие экземпляры на глубине 3—5 м. Редкий вид.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический амфибореальный вид. В Северном Ледовитом океане наиболее характерен для приатлантических районов. В Восточно-Сибирском и Чукотском морях является редким видом и представлен мелкими морфологически неразвитыми растениями.

* *Chorda tomentosa* Lyngbye, 1819 : 74, tab. 19, fig. A; Зинова, 1953 : 146, рис. 119.

Слоевище 0.7—1.4 мм шир., с спорангиями в конце сентября.

Встречен на глубине 5—7 м единичными мелкими экземплярами. Редкий вид.

Колючинская губа, мыс Сердце Камень — ЗИН. Высокобореально-арктический атлантическо-ледовитоморский вид. В России известен из морей Баренцево, Белое, Восточно-Сибирское.

Laminariaceae Bory

Laminaria bongardiana Postels et Ruprecht, 1840 : 10, tab. 13, 14; Петров, 1972 : 55.

Слоевище в разной степени рассеченное, реже простое, до 100 см дл. С зрелыми спорангиями в конце сентября.

Растет на глубине 4—6 м. Встречается часто, в заметных количествах. Обычный для флоры ценозообразующий вид.

Колючинская губа — Кукк, 1984 : 24, ЗИН; мыс Сердце Камень — ЗИН, мыс Икигур — сбор Ю. Петрова 1985 г. Высокобореальный тихоокеанский вид. В Арктике известен на российском побережье Чукотского моря и на о-ве Врангеля.

По-видимому, вид указывался для Чукотского моря еще F. Kjellman (1883 : 228, 239) как *Laminaria cuneifolia* J. Ag. и как *L. nigripes* f. *reniformis* Kjellm. (Рыкайпий, о-в Колючин, Питлекай, в нескольких милях восточнее стоянки судна «Vega»). Такое заключение сделано на основе таксономических заметок F. Kjellman и данных Ю. Е. Петрова (1972).

Laminaria saccharina (Linnaeus) Lamouroux, 1813 : 22; Зинова, 1953 : 162, рис. 128—131. — *L. gurjanovae* A. Zin., Зинова, 1964 : 125; 1969 : 65, рис. 1, 2; Петров, 1972 : 54.

Пластины 1—2-летние, 50—90 см дл. С зрелыми спорангиями в конце сентября.

Растет на глубине 5—9 м, повсеместно в Колючинской губе. Обычный, доминирующий в сообществах вид.

Колючинская губа — ЗИН. Указывался для Чукотского моря как *L. gurjanovae* (Петров, 1972 : 54). Бореально-арктический циркумполярный вид. В российской Арктике известен из морей Баренцево (включая Землю Франца-Иосифа и Новую Землю), Карское, Восточно-Сибирское (в последнем как *L. gurjanovae*).

Laminaria solidungula J. Agardh, 1868 : 3, tab. 1; Зинова, 1953 : 167, рис. 132.

Растения 1—2-летние, до 100 см дл. и 20 см шир. С зрелыми спорангиями в начале октября.

Растет на глубине 5—6 м, на заиленном каменисто-песчаном грунте, разреженно среди других водорослей, зарослей не образует. Характерный для флоры вид.

Рыкайпий, о-в Колючин — Kjellman, 1883 : 227; Колючинская губа — ЗИН, мыс Икигур — сбор Ю. Петрова 1985 г. Арктический циркумполярный вид.

Alaria esculenta (Linnaeus) Greville, 1830 : 25, tab. 4; Widdowson, 1971 : 29, fig. 12a—c.

Слоевище до 100 см дл., 12 см шир. Ребро уплощенное с ровной поверхностью. Ризоиды отходят по всей окружности стволика. Спорофиллы линейно-овальные, ланцетовидные, клиновидные, с более или менее выраженным стебельком, в основании заметно не утолщенные. Сорусы спорангиев в виде отдельных пятен или реже сплошь по всей поверхности спорофиллов.

Встречается часто, образует ассоциацию вместе с *Laminaria bongardiana* на глубине 4—5 м. Обычный для флоры ценозообразующий вид.

Рыкайпий, Колючинская губа, о-в Колючин, Питлекай — Kjellman, 1883 : 217, 220, 221, как *Alaria dolichorachis* Kjellm., *A. oblonga* Kjellm., *A. elliptica* Kjellm.; мыс Сердце Камень — ЗИН. Бореально-арктический циркумполярный вид. Известен из всех северных морей России, кроме моря Лаптевых.

В Восточно-Сибирском и Чукотском морях указывался также как *Alaria macrop-tera* (Петров, 1973).

Fucaceae Adanson

Fucus evanescens C. Agardh, 1820 : 92—93; Петров, 1965 : 69.

Растения 3—5-летние, до 15—20 см дл. Сегменты до 12 мм шир., не более 5—6 см дл., клиновидно-линейные. Стволик с крыльями почти от самого основания, ребро более или менее отчетливое, прослеживается до самой верхушки. Крестостомы мелкие, немногочисленные, неупорядоченно разбросанные по поверхности ветвей, очень редко на ребре. Рецептакулы плоские или раздутые с образованием воздушных полостей, двойные или одиночные, вильчато разделенные или простые, с округлой верхушкой, с нечеткой стерильной оторочкой, как правило, короткие, часто морфологически необособленные от верхушек ветвей. Концептакулы мелкие или крупные, нередко сильно выступающие.

Растет на каменисто-песчаном грунте, преимущественно на глубине около 3 м, может доминировать в фитоценозах. Обычный для флоры вид.

Колючинская губа — Kjellman, 1883 : 204, ЗИН. Бореальный тихоокеанский вид.

Граница между викарирующими видами — атлантическим *Fucus distichus* и тихоокеанским *F. evanescens* — весьма неопределенна (Петров, 1965). Особенно трудно разграничить эти виды в арктических морях. Образцы из Колючинской губы по морфологии, в частности по форме рецептакулов, наиболее близки к *F. evanescens*, поэтому здесь вид указывается под этим названием. Популяция из Чаунской губы на основании морфологического сходства была отнесена к *F. distichus* (Виноградова, 1992). Однако, скорее всего, следует допустить, что оба вида конспецифичны, и что в Арктике встречается один вид.

Интересно отметить, что в материале из Чукотского моря часто встречались растения с аномальными однополыми концептакулами, в которых развивались только оогонии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова К. Л. Видовой состав морских водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 27—37.
Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей Чаунской губы // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 8—16.
Виноградова К. Л. Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) бентоса Чукотского моря // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 37—45.

- Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. Л., 1953. 224 с.
- Зинова А. Д. Морские водоросли восточной части советского сектора Арктики // Тр. Ин-та океанол. 1957. Т. 23. С. 146—167.
- Зинова А. Д. К пониманию видов рода *Sphaerotrichia* Kyl. // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1462—1469.
- Зинова А. Д. Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина // Нов. сист. низш. раст. 1964. С. 125—126.
- Зинова А. Д. Дополнение к статье о новом виде ламинарии с о. Сахалин // Нов. сист. низш. раст. 1969. Т. 6. С. 65—68.
- Зинова Е. С. Водоросли у острова Врангеля // Исслед. дальневост. морей. 1941. Вып. 1. С. 104—110.
- Зинова Е. С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний Северо-Восток СССР. II. Фауна и флора Чукотского моря. Л., 1952. С. 83—96.
- Куик Х. А. Новые водоросли острова Ытырган (Берингово море) и Колучинской губы (Чукотское море) // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 23—25.
- Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.
- Петров Ю. Е. *Fucus distichus* L. emend. Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Нов. сист. низш. раст. 1965. С. 64—70.
- Петров Ю. Е. Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour. // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 47—58.
- Петров Ю. Е. Род *Alaria* Grev. в морях СССР // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 49—59.
- Agardh C. A. Synopsis algarum Scandinaviae, adjecta dispositione universali algarum. Lundae, 1817.
- Agardh C. A. Species algarum. Lundae, 1820. Vol. 1. Pt 1. P. 1—168.
- Agardh J. G. Bidrag till Kännedomen af Spetsbergens Alger // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1868. Vol. 7. N 8. P. 1—12.
- Areschoug J. E. Algarum minus rite cognitarum pugillus primus // Linnaea. 1842. Vol. 16. P. 225—236.
- Foslie M. Nye havsalger // Tromsø Mus. Årshafter. 1887. Vol. 10. S. 175—197.
- Greville R. K. Algae britannicae. Edinburgh, 1830. 218 p.
- Harvey W. H. Nereis boreali-americana. Suppl. 1. Washington, 1858. P. 121—131.
- Jaasund E. *Elachista lubrica* Ruprecht and *Elachista fucicola* (Velley) Areschoug // Bot. marina. 1960. Vol. 1. Fasc. 3/4. P. 101—107.
- Kjellman F. R. Bidrag till kännedomen om Skandnaviens Ectocarpeer och Tilofterider. Stockholm, 1872. 112 S.
- Kjellman F. R. The algae of the Arctic sea // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1883. Vol. 20. N 5. P. 1—350.
- Kornmann P., Sahling P.-H. Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977. 289 S.
- Kuckuck P. Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. II // Wiss. Meeresunters. (Helgol.), N. F. 1897. Vol. 2. P. 371—400.
- Kylin H. Die Phaephyceenordnung *Chordariales* // Lunds Univ. Årsskr., N. F. 1940. Avd. 2. Bd 36. N 9. S. 1—67.
- Kylin H. Die Phaephyceen der schwedischen Westküste // Lunds Univ. Årsskr., N. F. 1947. Adv. 2. Bd 43. N 4. S. 1—99.
- Lamouroux J. V. F. Essai sur les genres de la famille des thalassiphytes non articulées // Ann. Mus. Hist. Natur. 1813. Vol. 20. P. 21—47.
- Lund S. The marine algae of East Greenland. I. Taxonomical part // Meddel. Grønland. 1959. Bd 156. N 1. P. 1—247.
- Lyngbye H. C. Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Copenhagen, 1819. 248 p.
- Pedersen P. M. Culture studies on the brown algae *Halothrix lumbricalis* and *Elachista fucicola* (*Elachistaceae*) // Bot. Notiser. 1979. Vol. 132. P. 151—159.
- Pedersen P. M. The life histories in culture of the brown algæ *Gononema alariae* sp. nov. and *G. aecidioides* comb. nov. from Greenland // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 2. P. 263—270.
- Pedersen P. M. Studies on primitive brown algae (*Fucophyceae*) // Opera Bot. 1984. N 74. P. 1—76.
- Postels A., Ruprecht F. Illustrationes Algarum. Petropoli, 1840. 22 p.
- Prud'homme van Reine W. F. A taxonomic revision of the european *Sphacelariaceae* (*Sphacelariales*, *Phaeophyceae*). Leiden, 1982. 293 p.
- Reinke J. Algenflora der Westlichen Ostsee deutschen Antheils // Ber. Kommiss. wiss. Unter. deutsch. Meere. Berlin, 1889. Bd 6. S. 1—101.

- Rosenvinge L. K.* Grønlands Havalger // Meddel. Grønland. 1893. H. 3. Afd. 3. S. 763—981.
Rosenvinge L. K. Deuxième mémoire sur les Algues marines du Groenland // Meddel. Grønland. 1899. H. 20. S. 1—125.
Rosenvinge L. K. On some Danish *Phaeophyceae* // D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 1935. Afd. 9. Vol. 6. N 3. P. 1—40.
Ruprecht F. J. Algae Ochotenses. St.-Petersburg, 1850. 243 S.
South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic ocean // Huntsman Marine Laboratory and British Museum (Nat. History). St. Andrews; London, 1986. P. 1—76.
Vinogradova K. L. Seaweeds // Atlas of the marine flora of Southern Spitsbergen. Gdansk, 1995. P. 297—509.
Waern M. Remarks on Swedish *Lithoderma* // Sv. Bot. Tidskr. 1949. Bd 43. H. 2—3. P. 633—670.
Widdowson T. B. A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville // Syesis. 1971. Vol. 4. P. 11—49.
Wilce R. T., Grocki W. A crustose sphacelarioid new to Northeastern North America: *Battersia mirabilis* // Rhodora. 1977. Vol. 79. N 818. P. 292—299.
Wille N., Rosenvinge L. K. Alger fra Novaja Semlja og Karahafvet // Dijmphna-Togtets zoologisk.-botan. Udbytte. Kjobenhavn, 1887. S. 81—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 III 1997

SUMMARY

The *Phaeophyta* species composition of Russian coast of the Chukchi Sea is critically revised. 24 species is listed. 11 species (*) are reported for the first time. Annotations for each species include brief morphological and ecological notes, nomenclatural references, frequency and abundance of species in general outline, locations in the Chukchi Sea and areal characteristics.

УДК 582.25 / .27 (282.251.1)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© Ю. В. Наumenko

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА ОБИ

Yu. V. NAUMENKO. ECOLOGO-GEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS OF THE PHYTOPLANKTON
OF THE OB RIVER

Приведены данные экологического и географического анализов видового состава фитопланктона реки Оби. Представлены результаты сравнения водорослей крупных рек бассейна Северного Ледовитого океана.

Настоящая статья посвящена изучению экологической приуроченности и географического распространения водорослей величайшей реки мира — реки Оби.

Река Обь образуется от слияния рек Бии и Катунь, берущих начало на Алтае, и впадает в Обскую губу Карского моря. Протяженность Оби свыше 3600 км, средний годовой сток 394 км³. Это типично равнинная река с малым падением, обширной долиной и поймой. Ширина русла реки изменяется от 1000 до 4000 м. Скорость течения в среднем варьирует от 0.8 до 2 м/с. Наибольшая температура воды в июле обычно достигает 21—24 °С, прозрачность изменяется от 10 до 70 см. Воды Оби относятся к гидрокарбонатному классу с преобладанием кальция (Алекин, 1953). Величина рН изменяется в среднем по течению реки от 7.00 до 6.60. Для среднего и нижнего течения отмечено высокое содержание железа — до 5 мг/л (Баранов, 1966).

ТАБЛИЦА 1

Эколого-географическая характеристика водорослей р. Оби по участкам

Группы	Число таксонов				
	Верхняя Обь	Новосиби- рское водо- хранилище	Средняя Обь	Нижняя Обь	Обская губа
Экологические					
По отношению к NaCl					
галофобы	4	10	37	42	15
индифференты	124	185	305	330	267
галофилы	20	21	28	40	23
мезогалобы	—	2	1	6	11
эвгалобы	—	—	1	1	9
мало изученные	16	65	118	149	80
По отношению к pH					
ацидофилы	9	18	51	57	29
индифференты	86	104	198	217	175
алкалофилы	40	37	64	65	47
мало изученные	29	124	77	229	154
Географические					
арктоальпийские	7	14	35	46	28
бореальные	48	53	113	123	94
широко распространен- ные	88	147	224	238	183
мало изученные	21	69	118	161	100

Материалом послужили пробы, отобранные в 1979—1982 и 1985—1989 гг. При сборе и обработке материала использована общепринятая в альгологических исследованиях методика (Кузьмин, 1975). Для сравнения фитопланктона Оби с таковым крупных рек бассейна Северного Ледовитого океана по многочисленным работам был подсчитан состав фитопланктона Иртыша (659 видов, разновидностей и форм), Енисея (480) и Лены (303). В фитопланктоне Оби по оригинальным и литературным данным выявлено 905 видов, разновидностей и форм водорослей (относящихся к 168-родам и 71 семейству из 8 отделов): *Bacillariophyta* — 394, *Chlorophyta* — 298, *Cyanophyta* — 91, *Euglenophyta* — 46, *Chrysophyta* — 37, *Xanthophyta* — 17, *Dinophyta* — 18, *Cryptophyta* — 4. Видовое разнообразие подробно освещено в предыдущей работе (Науменко, 1994).

При подразделении водорослей на группы галобности автор следовал системе Р. Колбе с изменениями и дополнениями (Прошкина-Лавренко, 1953; Foged, 1964, и др.). Согласно этой системе, водоросли Оби подразделяются на 3 экологические группы: олигогалобы, мезогалобы и эвгалобы. Некоторые виды, ввиду недостатка данных, не отнесены по признаку солености ни к одной экологической группе. Подавляющее большинство водорослей Оби — олигогалобы (64.3 %). В их составе отмечены индифференты (52.2 %), галофобы (6.2 %) и галофилы (5.9 %). Индифференты — самая большая подгруппа водорослей фитопланктона Оби, их преобладание прослеживается на всех участках реки. Из галофобов наиболее массовые — *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *T. flocculosa* (Roth) Kütz., *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh. Следует отметить значительное видовое разнообразие родов *Eunotia*, *Closterium*, *Euastrum* и др. Наименьшее число галофобов отмечено в верхней Оби: *Meridion circulare* Ag., *Diatoma hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun. и др. Наибольшее их число найдено в нижней Оби, где особенно выделялись виды рода *Eunotia*: *E. alpina* (Näg.) Hust., *E. diodon* Ehr., *E. fallax* A. Cl. var. *fallax*, *E. fallax* var. *gracillima* Krasske и др. В Обской губе в связи с влиянием вод Карского моря число

ТАБЛИЦА 2

Эколого-географическая характеристика водорослей рек бассейна
Северного Ледовитого океана

Группы	Обь		Иртыш		Енисей		Лена	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Экологические								
По отношению к NaCl								
галофобы	56	6.2	31	4.7	19	3.9	10	3.3
индифференты	473	52.2	327	49.7	280	58.3	146	48.3
галофилы	54	5.9	36	5.5	31	6.5	15	4.9
мезогалофы	15	1.6	9	1.3	4	0.8	1	0.3
эвгалофы	16	1.7	1	0.2	8	1.7	—	—
мало изученные	291	32.4	254	38.6	138	28.8	131	43.2
По отношению к pH								
ацидофилы	76	8.4	29	4.4	22	4.6	13	4.3
индифференты	313	34.6	239	36.3	177	36.9	108	35.6
алкалифилы	93	10.3	71	10.8	70	14.6	40	13.2
мало изученные	423	46.7	319	48.5	211	43.9	142	46.9
Географические								
арктоальпийские	67	7.4	36	5.5	35	7.3	18	5.9
бореальные	194	21.7	147	22.3	115	24.0	60	19.8
широко распространенные	320	35.4	203	30.9	159	33.1	88	29.1
мало изученные	324	35.8	272	41.3	171	35.6	137	45.2

Примечание. I — число таксонов, II — процент от выявленных таксонов.

галофобов уменьшается почти в 3 раза (табл. 1). К галофилам относятся в основном широко распространенные виды: *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Melosira varians* Ag., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralf. Наибольшее число галофилов зарегистрировано в нижней Оби. На всех других участках их было приблизительно одинаковое количество.

Наряду с олигогалолами в обском фитопланктоне незначительно представлены мезогалофы (1.6 %) и эвгалофы (1.7 %). Мезогалофы в русле реки встречались единично: 6 видов в нижней Оби и 11 — в Обской губе. Это *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz., *Diploneis interrupta* (Kütz.) Cl., *Gyrosigma fasciola* Ehr., *Amphora coffeaeformis* Ag., *Nitzschia hungarica* Grun., *N. sigma* (Kütz.) W. Sm. и др. Эвгалофы были встречены в Обской губе: *Protoperdinium pellucidum* Bergh, *P. granii* (Ostf.) Balech, *Gonyaulax catenata* (Lev.) Kof., *Actinocyclus octonarius* Ehr. и др.

Для фитопланктона Оби характерно преобладание индифферентов, невелико участие галофобов и галофилов. Число мезогалофов и эвгалофов не превышает 2 %. Аналогичная картина распределения водорослей по группам солености наблюдается в Иртыше, Енисее и Лене (табл. 2).

При экологической характеристике водорослей существенное значение имеет анализ их распределения в зависимости от активной реакции воды. Водородный показатель (pH) — важный экологический фактор, регулирующий процесс роста и размножения водорослей. В фитопланктоне Оби распределение водорослей по их отношению к величине pH оказалось следующим: 313 видов, разнообразностей и форм составили индифференты (34.6 %), 93 — алкалифилы (10.3 %), 76 — ацидофилы (8.4 %). В целом воды Оби имеют нейтральную реакцию, несущественно изменяющуюся в течение года, поэтому значительна доля индифферентов, их преобладание отмечено на всех участках реки. К ним относятся такие массовые виды, как *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.)

Bréb., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. и др.

Алкалифилам принадлежит значительный процент (10.3 %) в составе сообщества. Они встречаются на всех участках реки, но наибольшее их количество приурочено к средней и нижней Оби. К алкалифилам относятся такие виды, как *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *Cyclotella kuetzingiana* Thw., *Microcystis wesenbergii* Komarek, *Oscillatoria limosa* Ag. и др.

Наименьшую группу составляют ацидофилы (табл. 1). К ним относятся такие массовые виды, как *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Aulacosira distans* (Ehr.) Sim., целый ряд единично встреченных диатомовых из рода *Eunotia* и десмидиевых водорослей, которые попадают в реку из сильно гумифицированных водоемов бассейна средней и нижней Оби, но и на этих участках реки они прекрасно вегетируют. Значительная доля ацидофилов зафиксирована в среднем и нижнем течении, что объясняется кислой реакцией воды и мощной подпиткой притоков, которые несут свои воды с заболоченных территорий. В верхнем течении реки и Новосибирском водохранилище ацидофилов отмечено крайне мало, здесь значение pH изменялось от 7.60 до 8.20. В Обской губе ацидофилы были обнаружены в южной ее части, куда они выносились речными водами. Следует отметить, что высок процент видов с неизвестной ацидофильностью вследствие недостаточности знаний об экологической приуроченности многих видов из отделов зеленых, эвгленовых, синезеленых водорослей.

Преобладание индифферентов (34.6—36.9 %) характерно не только для Оби, но и для Иртыша, Енисея, Лены. Второе место занимают алкалифилы (табл. 2), за ними следуют ацидофилы (4.3—8.4 %). По-видимому, такое соотношение свойственно всем крупным сибирским рекам. Водоросли, вегетирующие в них, находятся все время в сравнительно выравненных, средних для данной реки физико-химических условиях. Обращают на себя внимание сходный состав ацидофилов в вышеуказанных реках (виды родов *Tabellaria*, *Eunotia*, *Pinnularia* и представители порядка *Desmiales*) и наибольшая их приуроченность к средним и нижним течениям рек, что, на наш взгляд, можно объяснить тем, что большая часть данных видов, особенно диатомовых, входила во «флористическое ядро» геологического прошлого. Так, в континентальных водоемах верхнего плейстоцена исследователи находили одни и те же виды в районе Оби (города Нефтеюганск и Усть-Порт), в Усть-Енисейском районе, в Лено-Анабарском междуречье (Белевич, Мотылинская, 1968; Пирумова, 1970).

По географической принадлежности основу фитопланктона Оби составляют широко распространенные и бореальные виды (57.1 %); на долю арктоальпийских видов и видов с невыясненным распространением приходится соответственно 7.4 и 35.8 %. Среди широко распространенных видов имеется ряд характерных для толщи вод Оби массовых форм: *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim., *A. granulata* (Grun.) Sim., *Dinobryon divergens* Imh., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Некоторые широко распространенные виды (например, *Navicula cryptocephala* Kütz., *N. pupula* Kütz., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.) населяют самые разнообразные местообитания на земном шаре и, на наш взгляд, менее всего интересны. Значительную часть найденных в фитопланктоне водорослей составляют обитатели умеренных широт. К ним относятся часто встречающиеся, на отдельных участках реки достигающие высокой численности *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Dinobryon bavaricum* Imh., *D. sociale* Ehr., а также характерные для дна бентосные диатомовые *Navicula radiosa* Kütz., *Cymbella cistula* (Hemp.) Grun., *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W. Sm. Среди бореальных видов есть формы, предпочтительно развивающиеся в северных областях умеренной зоны — *Eunotia parallela* Ehr. В то же время единично были встречены южно-бореальные виды: *Cymbella tumidula* Grun., *C. turgida* (Greg.) Cl.

Наибольший интерес, в связи с особенностями природных условий реки, представляют арктоальпийские организмы. К ним относятся массовые диатомовые планк-

тона Оби: *Aulacosira distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim., *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz.; виды, имеющие значительную численность в тот или иной период года и на различных участках реки, — *Aulacosira islandica* (Müll.) Sim., *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth, *A. distans* (Ehr.) Sim. и др.

Показателями суровых природных условий являются стенотермные холодолюбивые диатомовые, найденные в планктоне Оби: *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. с разновидностями, *Tetracyclus rupestris* (A. Br.) Grun., а также редкие, мало распространенные арктоальпийские виды *Fragilaria inflata* (Heid.) Hust., *Navicula amphibola* Cl., *Neidium dubium* (Ehr.) Cl., *Cocconeis disculus* (Schum.) Cl.

Обращает на себя внимание факт увеличения доли всех географических групп от истоков Оби к устью (табл. 1). Преобладание космополитов отмечено как для всей реки в целом, так и для всех ее участков. Наименьшее число арктоальпийских видов (7) было отмечено в верхней Оби, практически все они относятся к диатомовым. Это в основном облигатные реофилы *Diatoma hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun., *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. с разновидностями, *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt и др. Наибольшее число арктоальпийских видов обнаружено в нижней Оби, и они отличаются от состава, встреченного в верхней Оби. Здесь вегетируют виды из родов *Fragilaria*, *Eunotia* и др. (*Fragilaria constricta* Ehr., *F. inflata* (Heid.) Hust., *F. virescens* Ralfs var. *virescens*, *F. virescens* var. *mesolepta* Schönf., *Eunotia diodon* Ehr., *E. revoluta* A. Cl., *E. robusta* Ralfs, *E. sudetica* O. Müll., *E. tenella* (Grun.) Hust., *E. veneris* (Kütz.) O. Müll. и др.). Как видно, таежный комплекс нижней Оби слагают формы, характерные для слабопроточных вод.

Большой интерес представляет сравнение составов водорослей рек бассейна Северного Ледовитого океана — Оби, Иртыша, Енисея и Лены. Во всех этих реках преобладают широко распространенные виды (от 29.1 до 35.4 %), за ними следуют бореальные и арктоальпийские. Последние играют также значительную роль в фитопланктоне сравниваемых рек особенно в средних и нижних течениях, в основной своей массе составляя древнее флористическое ядро, единое для всех этих рек. Это такие арктоальпийские водоросли, как *Aulacosira distans* (Ehr.) Sim. var. *distans*, *A. distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *A. italica* var. *valida* (Grun.) Sim., *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth.

Таким образом, эколого-географический анализ фитопланктона Оби показал преобладание широко распространенных, олигогалобных и индифферентных по отношению к кислотности среды видов. Аналогичное распределение водорослей свойственно и крупным сибирским рекам бассейна Северного Ледовитого океана (Иртыш, Енисей, Лена).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л., 1953. 296 с.
- Баранов И. В. Ожидаемый гидрохимический режим Нижне-Обского водохранилища и Обской губы // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень, 1966. С. 32—55.
- Белевич А. М., Мотылинская Т. А. Четвертичные диатомеи севера Сибири и их стратиграфическое значение // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М., 1968. С. 83—87.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 73—87.
- Науменко Ю. В. Видовое разнообразие фитопланктона Оби // Сибирский эколог. журн. 1994. № 6. С. 575—580.
- Пирумова Л. Г. Диатомовые водоросли неоген—плейстоценовых отложений центральных районов Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1970. 27 с.
- Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 186—205.

SUMMARY

Systematic and ecological analyses of algae of phytoplankton of the Ob river are made. The plancton of the Ob river is fresh-water in composition. In geographic aspects plancton is represented by the widely-distributed and boreal species.

УДК 582.29; 625.712.5 : 58.074

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ИСТОРИЧЕСКИХ САДОВ И ПАРКОВ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА (ОСНОВАННЫХ В XVIII—НАЧАЛЕ XX ВЕКА)

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF THE HISTORICAL GARDENS AND PARKS OF ST. PETERSBURG
(XVIII—BEGINNING XX CENTURIES)

Изучены лишайники 76 исторических садов и парков Санкт-Петербурга, заложенных в XVIII—начале XX в. и находящихся под охраной государства как памятники истории и культуры. Выявлено 69 видов лишайников, преимущественно накипных и листоватых. Рассмотрено распределение лишайников по субстратам, по зонам загрязнения атмосферного воздуха и состояния городских насаждений. Выявлены особенности лишайнофлоры, установлена зависимость числа видов лишайников от загрязнения атмосферы, состояния древостоев и площади, занимаемой парком. Проведено сравнение с видовым составом лишайников исторических парков окр. Петербурга (Царское Село, Гатчина и др.) и исторических некрополей.

Сады и парки являются важной частью городского ландшафта Санкт-Петербурга. На январь 1991 г. в черте города насчитывалось 37 парков (2202.6 га), 168 садов (792.5 га), 607 скверов (947.8 га) (по данным карты состояния зеленых насаждений «Экологического атласа Санкт-Петербурга» (1992 : 8)). Многие из них являются всемирно известными памятниками садово-паркового искусства и состоят под охраной государства (Памятники..., 1985). Но лишь 5 % от общего количества зеленых насаждений находятся в удовлетворительном состоянии, остальные испытывают воздействие вредных факторов городской среды (Экологический..., 1992). Поэтому одной из актуальных проблем сохранения исторических садов и парков является их всестороннее изучение.

Исторический парк — это образец культуры паркостроения прошлого, подлежащий как исторический памятник охране государством (Вергунов, Горохов, 1987). В данной работе рассмотрены лишайники садов и парков Санкт-Петербурга, заложенных в XVIII—начале XX века.

Существующая система зеленых насаждений Петербурга сложилась в результате длительного процесса развития города. Особенностью петербургского ландшафта была близость моря, обилие речного пространства, а паркостроения — ансамблевость. Исторически сложившийся центр Петербурга связан с Невой, которая является основной композиционной осью, и озелененные площади, сады, скверы выходят к ее берегам.

История создания и описание садов и парков XVIII—XIX вв. приведены в работах ряда авторов (Георги, 1794; Шредер, 1820; Пушкирев, 1841, 1846; Греч, 1851; Санкт-Петербург..., 1881; Федотов, 1889; Карманный..., 1897; Раевский, 1902; Пет-

поград..., 1915; Беспятых, 1991). В XVIII в. при многочисленных дворцах и усадьбах Петербурга были заложены обширные сады и парки, некоторые из них дошли до нашего времени (табл. 1). В середине XIX в. городская территория начала интенсивно застраиваться промышленными предприятиями и доходными домами, многие приусадебные сады и парки были вырублены или значительно уменьшились в размерах. После 1917 г. дворцовые и ряд приусадебных парков были открыты для широкой публики и стали испытывать значительные антропогенные нагрузки.

Задачи исследования — изучение видового состава лишайников исторических садов и парков Петербурга; рассмотрение закономерностей распределения лишайников в зависимости от субстрата, состояния зеленых насаждений, степени атмосферного загрязнения и площади парков; выявление индикаторных видов, указывающих на влияние городских факторов; сравнение лишайников исторических садов и парков города с лишайниками некрополей и исторических парков окр. Петербурга (Царское Село, Гатчина и др.).

Ранее изучение лишайников исторических садов и парков Петербурга не проводилось.

Материал и методика

Изучали лишайники разных исторических памятников: дворцовых и усадебных садов и парков, сады при общественных зданиях и церквях, мемориальные сады и т. д. Обследовано 76 исторических садов и парков, занимающих территорию около 1760 га, что составляет примерно половину существующих парков, садов и скверов города. Данные по площадям и времени создания садов и парков приведены по ряду источников (Иванова, 1960; Куровский, 1964; Сады..., 1981; Памятники..., 1985; Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград, 1992), а также по данным Управления государственной инспекции охраны памятников (УГИОП) и Управления садово-паркового хозяйства департамента по благоустройству и дорожному строительству мэрии Санкт-Петербурга. Сведения по загрязненности атмосферного воздуха указываются по «Экологическому атласу Санкт-Петербурга» (1992 : 2). В нем на основе отношения сумм среднегодовых концентраций основных загрязняющих веществ к предельно допустимым концентрациям выделены 7 зон загрязнения: I — отношение < 0.1 ; II — > 0.1 ; III — > 0.25 ; IV — > 0.5 ; V — > 1 ; VI — > 2 ; VII — > 3 . Состояние зеленых насаждений под воздействием городской среды приводится по этому же атласу (лист 8). Оно определялось на основе сезонных наблюдений за ходом развития растений с учетом уровня загрязнения воздуха и почв и анализа ежегодных затрат на их восстановление. При этом выделены 4 группы: I — нормальное состояние; II — насаждения слабо подвержены влиянию; III — угнетены в средней степени; IV — угнетены в сильной степени (табл. 1). Для некоторых садов и парков данные по загрязнению или состоянию насаждений в атласе не приводятся, в некоторых отсутствуют лишайники, что отражено прочерками в табл. 1. Названия исторических садов и парков приведены по справочнику «Памятники...» (1985), а также по списку, хранящемуся в УГИОП мэрии Санкт-Петербурга (ныне Комитет по государственному контролю, использованию и охране памятников истории и культуры Администрации Санкт-Петербурга — Н. М.).

Сбор материала проводили в 1991—1994 гг. Собрано и определено 1280 образцов лишайников. Обследовали различные местообитания и субстраты: кору деревьев (просмотрено примерно 400 тыс. экземпляров деревьев более чем 20 видов) (*Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus silvestris* L., *Thuja occidentalis* L., *Acer platanoides* L., *A. negundo* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Alnus incana* (L.) Moench., *A. glutinosa* (L.) Gaerthn., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Fraxinus excelsior* L., *Malus domestica* Borkh., *Populus alba* L., *P. tremula* L., *Quercus robur* L., *Salix* sp. sp., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall. и др.), фундаменты парковых построек и оград, валуны, пни и деревянные заборы, столбы, железобетонные конструкции (мосты, столбы, фундаменты).

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика исторических садов и парков Петербурга

Индекс	Название	Время создания, год	Площадь, га	Зона загрязнения воздуха	Группа состояния насаждений	Число видов лиственных
1	Летний сад	1704—1730	11.7	VI	II	9
2	Сады Инженерного замка	1796—1800; 1946—1949	6.0	VII	III	5
3	Михайловский сад	1711—1796; 1746—1823; 1825	8.7	VII	III	12
4	Сад Мраморного дворца	1768—1785	0.5	VI	—	—
5	Сквер на пл. Искусств (Михайловский сквер)	1827—1828, 2-я половина XIX в.; 1946	2.1	VII	III	1
6	Сад Зимнего дворца	1896—1901; 1925—1926	1.4	VII	—	—
7	Александровский сад	1872—1874	9.0	VI—VII	III	6
8	Исаакиевский сквер	1860, 1865—1867	0.8	VII	—	—
9	Конногвардейский бульвар	XVIII в.	1.3	VI—VII	IV	2
10	Сады Дворца Труда	1853—1861	0.5	VI	—	4
11	Сад здания 12 коллегий	1722—1742; 1834—1838	2.2	VI	III	4
12	Ботанический сад СПбГУ*	1840; 1861—1868	6.0	VI	—	10
13	Румянцевский сквер	1866	1.3	VI	II	1
14	Сад Академии художеств	1765—1772	1.2	VI	—	6
15	Биржевой сквер	1896; 1926	0.9	VI	I	4
16	Сад территории института им. Отто	1893—1904	Около 1	VI	—	6
17	Сады Педагогического университета	Середина XVIII—начало XIX в.	4	VI—VII	IV	11
18	Воронихинский сквер	1872; 1936	0.5	VII	—	3
19	Казанский сквер	1872; 1899—1900	0.5	VII	—	—
20	Сады Ассигнационного банка (Садовая, 21)	1783—1790; 1951	1.1	VII	—	6
21	Сквер на пл. Островского (Екатерининский)	1820—1832; 1873—1880	1.0	VII	—	3
22	Сквер на пл. Ломоносова	1877; 1892	0.2	VII	—	1
23	Сад Аничкова дворца	1816—1820; 1936—1937; 1993—1994	2.1	VII	II	3
24	Сад Мариинской больницы	1804—1805	1.3	VII	III	2
25	Сад быв. Екатерининского ин- ститута (Литейный пр., 57)	1804—1807; 1823—1825	1.4	VII	—	8
26	Сад Шереметевского дворца	1720—1740; 1750—1755	1.3	VII	—	8
27	Сквер на Манежной пл.	1879	0.3	VII	—	—
28	Сад Обуховской больницы	1836—1839	5.0	VII	III	1
29	Сады Военно-медицинской Академии (Загородный пр., 47)	1840—1849	5.8	VII	III	3
30	Измайловский сад	1730	1.5	VII	IV	1
31	Сад дома Державина	1791—1793; 1846—1850	2.6	VII	—	3
32	Польский сад	1846—1849	2.6	VII	IV	6
33	Сад Троицко-Измайловского собора	1825—1835; 1952—1956	0.3	VII	—	2
34	Сквер на Лермонтовском пр. (быв. Николаевское учи- лище)	1830—1840	0.5	VII	—	3

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Индекс	Название	Время создания, год	Площадь, га	Зона загрязнения воздуха	Группа состояния насаждений	Число видов лишайников
35	Сад Юсуповского дворца	Середина XVIII в.	1.0	VII	—	7
36	Никольский сад	1874—1875	1.8	VI	—	3
37	Сад быв. дворца вел. кн. Алексея Александровича (Писарева, 3)	1880	1.1	VI	IV	4
38	Юсуповский сад	1790	4.2	VII	IV	6
39	Сад Спасо-Преображенского собора	1743—1745; 1827—1829	0.6	VII	—	2
40	Таврический сад	1783—1789; 1792—1793; 1946—1948	22.0	VII	III	9
41	Сад госпиталя Преображенского полка	1802—1805	1.4	VII	III	3
42	Сквер у Кикиных палат	Начало XVIII в.	1.4	VII	III	4
43	Сады Смольного монастыря	1774—1776	10.0	VI—VII	II	8
44	Митрополичий сад (Александро-Невская лавра)	1-я половина XVIII в.; 1949	7.5	VII	II	3
45	Сад у домика Петра I	1844	0.3	VII	—	3
46	Сквер на территории Петропавловской крепости	2-я половина XIX в.	3.1	VI	III	10
47	Александровский парк	1844—1855	15.0	VI—VII	IV	11
48	Сквер Князь-Владимирского собора	1741—1772; 1783—1789	1.3	VI	III	8
49	Петровский парк	1830	6.2	III—V	III	8
50	Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН*	1704	23.0	VI	III	42
51	Парк Каменноостровского дворца	1776—1781; 1810—1811	4.3	VI—VII	II	11
52	Парк «Тихий отдых» (Каменный о-в)	1810	64.6	IV—VI	II	17
53	Лопухинский сад	Начало XIX в.	5.7	VII	III	9
54	Парк Елагина о-ва	1763; 1785— 1796; 1818— 1826; 1932	94.6	III—V	II	18
55	Шуваловский парк	1740—1750	142.5	—	—	33
56	Дачный комплекс Озерки—Шувалово	XVIII—XIX вв.	442	II—V	II	15
57	Сад Политехнического института	1906—1909	60	V	III	14
58	Парк Лесотехнической академии (без арборетума)	Середина XIX в.	70	V—VI	III	8
59	Удельный парк (быв. Челюскинцев)	1832	150.5	V	III	11
60	Сквер на месте дуэли А. С. Пушкина	XIX в.; 1937	5.7	V	III	9
61	Парк Екатерингоф (быв. им. 30-летия ВЛКСМ)	XVIII в.	35.3	VII	II—III	13
62	Парк Александрино (в Ульяновке)	1770; 1820; 1970; 1990	112.9	III—IV	II	25
63	Полежаевский парк	1710—1714	160	III—V	III—IV	15
64	Парк больницы им. Петра Великого (Пискаревский пр., 47)	1907—1914	20.0	VI—VII	I—II	4

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Индекс	Название	Время создания, год	Площадь, га	Зона загрязнения воздуха	Группа состояния насаждений	Число видов лишайников
65	Озеленение церкви Ильи Пророка на Пороховых	1781—1785; 1804—1806	0.5	V	—	2
66	Сад «Уткина дача»	1790; 1820—1830	8.7	VII	—	2
67	Парк «Куракина дача»	1796	17	VI	IV	9
68	Парк дачи Кушелева-Безбородко	XVIII в.; 1773—1777; 1960—1962	3.7	VII	—	3
69	Парк дачи Воронцова «Ново-знаменка»	1755—1760; 1830; 1957—1960	89	III	II	28
70	Сад Медико-хирургической академии (ул. акад. Лебедева, 6)	1843	7.1	VII	—	5
71	Сад Сампсоньевского собора	1728—1740	0.6	VI	III	6
72	Дворцовый парк (Красное Село)	1828—1830	10.2	III	II	24
73	Фабричный сад (Красное Село)	1-я половина XIX в.	0.5	III	—	22
74	Театральный парк (Красное Село)	1850—1851; 1857—1868	20	III	—	28
75	Парк Нагорный (ст. Можайская, Красное Село)	XVIII—XIX вв.	66.0	II	II	40
76	Сад дачи Салтыковых (у метро «Черная речка»)	1837—1840	2.4	VII	III	2

Примечание. Отмеченные звездочкой Ботанический сад СПбГУ и Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН подробно рассматривались нами ранее (Малышева, 1995а; Малышева, Связева, 1995).

Для сравнения видового состава лишайников городских и загородных исторических парков и исторических некрополей использовался коэффициент Сьеренсена—Чекановского (K), а для выяснения зависимости количества видов лишайников от времени заложения парков, их площади, влияния атмосферного загрязнения и состояния древесных насаждений рассчитывался коэффициент корреляции рангов Спирмена (r) и критические значения критерия Стьюдента (t-критерия) (Лакин, 1980).

Названия лишайников приводятся по работе R. Santesson (1993).

Результаты и их обсуждение

В исторических садах и парках Петербурга обнаружено 69 видов лишайников 35 родов (цифры в скобках после указания субстрата означают индекс сада или парка, под которыми он дан в табл. 1).

Arthonia radiata (Pers.) Ach. На коре рябины (75).

Bacidia albescentis Hepp. На коре тополя (58), ивы (58).

Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. На коре дуба (69), липы (51), ивы (54), березы (55).

B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. На коре тополя (53).

Buellia disciformis (Fr.) Mudd. На коре лиственницы (69), липы (73).

Candelaria concolor (Dicks.) Stein. На коре дуба (74), липы (72, 75), ольхи (75).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. На известняковом фундаменте (17); на железобетонных конструкциях (52, 55, 61—63, 74, 75).

- C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. На коре ивы (63), тополя (67, 69), вяза (70, 73), клена платановидного (69); на деревянных заборе и столбе (74).
- Caloplaea holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. На коре тополя (60, 63, 67, 69, 72), клена американского (47); на железобетонных конструкциях (51, 55, 62, 74, 75).
- Cetraria chlorophylla* (Willd. in Humb.) Vain. На коре липы (3, 7, 54, 59), дуба (54, 72), тополя (52), ивы (54), березы (54); на заборе (74).
- C. sepincola* (Ehrh.) Ach. На коре липы (1, 3, 51), клена платановидного (1), тополя (57), березы (55), ивы (55); на заборе (55).
- Chaenotheca ferruginea* (Turner et Barrer) Mig. На коре ели (55), липы (55).
- Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. На пне (55).
- C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. У основания ствола рябины (75), дуба (54).
- C. coniocraea* (Flörke) Spreng. У основания ствола березы (54, 55, 57, 59, 62), дуба (51), липы (55), клена платановидного (58), ивы (58); на заборе (74).
- C. fimbriata* (L.) Fr. У основания ствола липы (1, 55), тополя (52, 53, 61), березы (55, 57, 62), дуба (54, 62, 74), ивы (52, 69); на пне (69, 75); на заборе (74).
- C. gracilis* (L.) Willd. На пне (75).
- Evernia mesomorpha* Nyl. На ветвях лиственницы (62).
- E. prunastri* (L.) Ach. На коре липы (1, 72—75), дуба (62, 72, 74), ивы (69, 75), ясеня (72), вяза (54), клена платановидного (75).
- Graphis scripta* (L.) Ach. У основания стволов лещины, рябины и ольхи (75).
- Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. На коре вяза (1, 36, 38, 40, 43, 49, 53, 61), липы (1—3, 7, 14—18, 25, 31, 37, 42—44, 46, 47, 51, 53—57, 59, 64, 65, 67, 69, 72—76), клена платановидного (1, 3, 20, 23, 25, 26, 29, 35, 37, 43, 47, 49, 51, 55, 57, 58, 61, 75), каштана конского (1), дуба (1, 24—26, 29, 35, 40, 45, 51, 53—55, 57—59, 62, 64, 69, 72, 74, 75), ясеня (1, 3, 47, 52, 61), тополя (7, 25, 38, 46—49, 52—58, 61), ивы (38, 52, 54, 55, 58, 61, 63, 68, 75), березы (47, 54, 55, 57, 62, 64, 73, 74), рябины (59), вишни (62), яблони (63), ольхи (59, 69), лещины (75), клена американского (47), лиственницы (14, 51, 54, 57, 58, 69), сосны (57, 58, 62, 64); на пне (75); на заборе (55, 74).
- H. tubulosa* (Schaer.) Nav. На коре липы (73), тополя (52), дуба (54), березы (54, 55).
- Hypocnemys scalaris* (Ach.) M. Choisy. На коре лиственницы (55, 69), сосны (55, 75), ели (75), липы (54, 55), березы (55), дуба (54, 72, 74); на деревянном столбе (74).
- Lecanora allophana* Nyl. На коре вяза (72), тополя (48, 56), липы (51); на заборе (55).
- L. argentata* (Ach.) Malme. На коре тополя (57, 63, 67, 69, 71, 72, 74, 75), клена платановидного (73, 75), дуба (55, 72), яблони (63), березы (59, 62); на деревянном столбе (74).
- L. carpinea* (L.) Vain. На коре дуба (62), клена платановидного (75), тополя (72), липы (75), лещины (75).
- L. crenulata* Hook. На известняковом фундаменте ограды (17).
- L. dispersa* (Pers.) Sommerf. На известняковом фундаменте ограды (3, 17); на железобетонном фундаменте (11, 16, 52); на железобетонных конструкциях (55, 62, 74, 75).
- L. hagenii* (Ach.) Ach. На коре липы (1—3, 7, 14—18, 25, 26, 31, 35, 37, 44, 46, 47, 54, 55, 57, 59, 67, 73), клена платановидного (1, 3, 14, 16, 20, 21, 26, 29, 35, 37, 43, 46, 47, 49, 58, 61, 62), вяза (1, 3, 5, 14, 38, 40, 43, 49, 53, 61), тополя (7, 11, 14, 25, 34, 38, 46—48, 54—57, 59—61, 66, 67, 69—71, 75), ивы (36, 38, 52, 54, 55, 61), каштана конского (37), ясеня (26, 37, 46, 47, 52, 61), дуба (26, 40, 45, 53, 54, 57, 61, 62, 64), березы (55, 61, 62, 64), рябины (59), клена американского (32, 47, 49), вишни (62), ольхи (59); на железобетонной ограде (45).
- L. muralis* (Schreb.) Rabenh. На гранитном валуне (75).
- L. symmicta* (Ach.) Ach. На коре липы (1, 43, 46, 69, 73), клена платановидного (1, 3, 51, 52, 75), ивы (38, 55, 63), дуба (53—55, 62, 69, 75), тополя (55, 59, 62, 71), вишни (62), яблони (63), березы (74), лиственницы (51, 62).

- L. varia* (Hoffm.) Ach. На деревянном заборе (55).
- Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel in Hawksw. На коре тополя (74), липы (75), рябины (75).
- Lepraria incana* (L.) Ach. На коре дуба (51, 54, 59, 74), клена платановидного (5), тополя (52), березы (54), ели (55).
- Melanelia exasperata* (De Not.) Essl. На коре липы (46).
- M. exasperatula* (Nyl.) Essl. На коре липы (17, 25, 47, 55, 73, 75), дуба (75), клена платановидного (35, 75), тополя (47, 49, 69), березы (62).
- M. olivacea* (L.) Essl. На коре березы (73).
- M. septentrionalis* (Lyngé) Essl. На коре дуба (62), липы (73), клена платановидного (75), березы (73), лиственницы (62).
- M. subaurifera* (Nyl.) Essl. На коре клена платановидного (43, 75), дуба (75), липы (55), вяза (72), ивы (69, 75).
- Micarea prasina* Fr. На коре клена платановидного (43).
- Neofuscelia verruculifera* (Nyl.) Essl. На коре ивы (72).
- Opographa rufescens* Pers. На коре березы (55).
- Parmelia sulcata* Taylor. На коре липы (1—3, 9, 15, 17, 25, 26, 42, 46, 47, 53—55, 59, 61, 69, 73—75), дуба (49, 54, 55, 57, 62, 69, 72, 74, 75), клена платановидного (1, 3, 20, 21, 25, 26, 35, 43, 47, 48, 52, 55, 58, 61, 62, 73, 75), тополя (7, 15, 40, 46, 47, 49, 52—54, 57, 58, 60, 61, 63, 71, 74), каштана конского (1), ясеня (1, 26, 37, 52, 61), яблони (1, 62, 63), ивы (38, 40, 52, 54, 55, 58, 61, 63, 68, 69, 72, 75), березы (47, 62, 69, 73, 74), рябины (59), вишни (62), ольхи (69), лещины (75), клена американского (32, 49), лиственницы (54, 58, 62); на пне (69, 75); на деревянном столбе и заборе (74).
- Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. На коре тополя (52), березы (55), липы (55).
- Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf. На валуне среди мха (75).
- Pertusaria albescent* (Huds.) M. Choisy et Werner in Werner. На коре клена платановидного (75), липы (55, 75).
- P. amara* (Ach.) Nyl. На коре липы (75), клена платановидного (55).
- Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg. На коре тополя (20, 34, 46, 48, 56, 57, 61—63, 69, 72—75), клена платановидного (26, 62, 69, 73, 75), клена американского (2, 32, 40, 47, 49), ивы (7, 38, 63, 72), ясеня (26, 72), яблони (62), березы (62), дуба (69), липы (33, 34, 57, 63), вяза (70, 73), сосны (75); на деревянном столбе (74); на гранитном валуне (75); на известняковом фундаменте ограды (17); на железобетонных конструкциях (55, 63, 74, 75).
- Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot. На коре дуба (74), липы (55), ивы (69).
- P. argenta* (Spreng.) Flot. На коре дуба (72, 75), липы (55, 75), клена платановидного (72, 75).
- Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier. На коре дуба (62), клена платановидного (75), вяза (40), тополя (56, 60, 62, 74), ивы (69), яблони (62, 63).
- P. dubia* (Hoffm.) Lettau. На коре липы (1—3, 18, 40, 42, 46, 54, 61, 69, 72, 73, 75), клена платановидного (3, 16, 17, 21, 23, 26, 35, 39, 46, 47, 52, 56, 61, 69, 72, 73, 75), тополя (17, 20, 25, 40, 47, 48, 52, 56, 57, 61, 62, 67, 69, 74, 75), дуба (25, 40, 54, 61, 69, 72), вяза (10, 14, 23, 54, 70, 73), ясеня (61, 72), яблони (62, 63), ивы (40, 61, 63, 69, 72, 75), березы (62), клена американского (2, 32, 40, 49), сосны (75), лиственницы (54, 59); на железобетонном столбе (74).
- P. caesia* (Hoffm.) Fűrnr. На гранитном валуне (55).
- P. stellaris* (L.) Nyl. На коре тополя (11, 20, 25, 53, 56, 57, 60, 62, 63, 67, 69, 71, 72, 74), дуба (61, 62, 75), липы (61, 73), клена платановидного (3, 62, 73), вяза (73), яблони (62, 63), ивы (55, 63, 72, 75).
- P. tenella* (Scop.) DC. На коре тополя (25, 40, 41, 46—48, 52, 56, 60, 61, 63, 72), липы (41, 47, 73), клена платановидного (16, 26, 49, 62, 69), вяза (10, 14, 73), ивы (40, 61, 72, 75), клена американского (47, 49), дуба (69, 75), ясеня (61), березы (62), яблони (12, 63), рябины (57), лещины (75); на заборе (74).

- Physconia detersa* (Nyl.) Poelt. На коре дуба (72), липы (55), ясеня (72), клена платановидного (69, 73), тополя (69, 75), вяза (73), ивы (69).
- P. distorta* (With.) Laundon. На коре дуба (72), ясеня (72), тополя (56, 62, 69, 74), вяза (72, 73).
- P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt. На коре дуба (74), липы (72), клена платановидного (75), вяза (72), ивы (72).
- Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. На коре дуба (54), тополя (52), лиственницы (54).
- Ramalina farinacea* (L.) Ach. На коре дуба (72), липы (75), тополя (69).
- R. pollinaria* (Westr.) Ach. На коре дуба (74), липы (75), клена платановидного (69), тополя (69).
- R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Nyl. На коре липы (74), клена платановидного (75).
- R. subfarinacea* (Nyl. ex Cromb.) Nyl. На коре дуба (72), липы (55).
- Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda. На коре липы (1, 3, 7, 9, 15, 22, 25, 26, 30, 31, 33—35, 40—42, 44, 51—54, 56, 59, 61, 66, 67, 69, 72, 75, 76), клена платановидного (1, 23, 26, 29, 35, 37, 39, 40, 51, 52, 57, 58), ясеня (1, 3, 26, 28, 46, 52, 61), тополя (7, 13, 28, 38, 41, 46, 47, 53—57, 59—61, 66, 67, 70), дуба (24—26, 29, 33, 35, 40, 45, 53, 57—59, 61, 62, 64), каштана конского (37), ивы (7, 52, 55, 61, 69), ольхи (55, 59, 69), березы (46, 47, 54, 55, 57, 59, 61, 64, 73), рябины (57), лещины (75), клена американского (32), вяза (1, 10, 23, 36, 40, 43, 68, 73), сосны (55, 57, 58, 62, 64), лиственницы (1, 14, 51, 57, 58, 62, 69), туи (61); на деревянном столбе (74).
- Verrucaria muralis* Ach. На известняковом фундаменте (3, 17, 53); на гранитном валуне (75); на железобетонных конструкциях (16, 51, 61, 63).
- Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai. На коре дуба (40, 54, 62), клена платановидного (43, 58), ясеня (52), липы (54), тополя (52), ивы (54, 55), березы (54, 55), рябины (59), лиственницы (54); на пне (75).
- Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold. На коре дуба (69, 72), клена платановидного (69, 75), березы (59), ивы (75), вяза (54), тополя (56).
- X. parietina* (L.) Th. Fr. На коре тополя (11, 47, 48, 56, 57, 60—63, 67, 69, 72—75), клена платановидного (62, 73, 75), ясеня (72), дуба (75), клена американского (32), яблони (62), ивы (63, 72), вяза (72, 73); на деревянном заборе (74); на известняковом фундаменте (17); на железобетонном столбе (55, 62, 74, 75).
- X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Riebg. На коре липы (41, 53, 64, 73), клена платановидного (26, 35, 49, 75), дуба (62, 75), березы (62, 64, 73), вишни (62), яблони (62, 63), рябины (57), тополя (46, 47, 48, 56, 60, 71, 75), лещины (75), сосны (75), лиственницы (54, 69).

Наиболее представлены в лишенофлоре роды *Cladonia* (5 видов), *Lecanora* (9), *Melanelia* (5), *Physcia* (5).

По морфологическому строению найденные виды большей частью листоватые и накипные (по 28 видов или по 40.6 %), менее представлены кустистые (13 видов или 18.8 %). Среди морфологических отклонений можно отметить диспигментацию слоевищ *Hypogymnia physodes* (Юсуповский сад, Воронихинский сквер, Екатерингоф, Шуваловский парк), побурение слоевищ *Parmelia sulcata* (сады Дворца Труда, Екатерингоф, Каменный о-в и др.), бугорчатость талломов *Hypogymnia physodes*, пролификацию апотециев *Lecanora argentata* (Нагорный парк), а также мелкие размеры многих слоевищ в загрязненных местах.

Чаще всего в парках встречаются нитрофильные виды: *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *P. tenella*, *P. stellaris*, *Lecanora hagenii*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*, а также *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*. По одному разу встречены 17 видов лишайников (28 % от общего числа видов). Следует отметить произрастание в центре города *Evernia prunastri*, *Cetraria sepicola* (в Летнем саду), *Cetraria chlorophylla* (в Александровском саду у Адмиралтейства), *Melanelia exasperatula* (сад Юсуповского дворца, сады Педагогического института),

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели сравниваемых лишенофлор

Флористические показатели	Исторические парки		Историче- ские некрополи
	загородные	городские	
Число:			
родов	55	23	22
видов	132	47	38
Среднее число видов в роде (показатель систематиче- ского многообразия)	2.4	2.0	1.7

Vulpicida pinastri (в Таврическом саду и в садах Смольного монастыря). Перечисленные виды характерны для крупных лесопарков и лесов. Особенно интересны острова Каменный и Елагин, где обнаружены типично лесные виды (*Platismatia glauca*, *Parmeliopsis ambigua*, *Cetraria chlorophylla*, *Hypogymnia tubulosa*).

Наибольшее число видов лишайников обнаружено в парках, расположенных на окраине города в Красносельском р-не (Нагорный парк в Красном Селе — 40 видов, Театральный — 28, Новознаменка — 28, Дворцовый — 24), причем только здесь встречено 27.5 % от общего числа видов. По сути, это загородные парки, так как Красносельский р-н был включен в состав города лишь в 1973 г. (Даринский, 1982). Поэтому при дальнейшем сравнении типично городских и загородных парков и при подсчете коэффициента сходства мы 4 названных парка не учитывали, так же как и Шуваловский парк (находящийся формально за чертой города).

Из парков центральной части города как наиболее богатые можно отметить парки Елагина о-ва (18 видов лишайников), Каменного о-ва (17), Михайловский сад (12). Обычно же число видов лишайников не превышает 10 видов (табл. 1).

Большая часть лишайников обитает на коре деревьев (52 вида, 75.4 % от общего числа видов). На гниющей древесине (пни, столбы, заборы) найдено 9 видов (13.0 %), на каменном субстрате — 8 (11.6 %), на железобетонных конструкциях — 3 (4.3 %). Некоторые виды заселяют разные субстраты. Отсутствие типично эпигейных лишайников, обитающих на почве, по-видимому, объясняется сильным влиянием такого фактора, как вытаптывание, или же развитием травянистого покрова. Поэтому виды *Cladonia* сохраняются у основания деревьев, а *Peltigera praetextata* поселяется на валуне среди мхов.

Было выяснено, что число видов лишайников не зависит от возраста (даты заложения) парка (коэффициент корреляции рангов Спирмена $r = 0.150$ при $t = 0.241$). Возможно, это связано с тем, что специфичность влияния городской среды (нарушение почвообразовательных процессов, загазованность воздуха) проявляется в значительном сокращении срока жизни деревьев в парках (Архитектурная..., 1980), т. е. за период 200—300 лет происходит несколько смен древостоя. Это согласуется с полученными нами данными о существовании корреляции между числом видов лишайников и состоянием зеленых насаждений в парках ($r = 0.905$, $t = 0.295$), зоной загрязнения ($r = 0.747$, $t = 0.241$), а также размером площади, занимаемой парками ($r = 0.637$, $t = 0.241$).

При проведении сравнительного анализа видового состава исторических загородных (Малышева, 1994) и городских парков, а также исторических некрополей (Малышева, 1995б) выяснились следующие закономерности: 1) обеднение лишенофлор городских парков и некрополей на уровне родов и видов (табл. 2); 2) тенденция увеличения показателя видового многообразия (среднее число видов в роде) от лишенофлоры некрополей (1.7) и городских парков (2.0) к загородным паркам (2.4); 3) изменение структуры ведущих родов лишенофлоры парков (отсутствие в городских парках родов *Ramalina*, *Peltigera*, значительное уменьшение роли рода *Bryoria*) и некрополей (увеличение роли рода *Verrucaria*, связанное с обилием каменного

ТАБЛИЦА 3

Структура ведущих родов лишайников исторических парков
(городских и загородных) и исторических некрополей

Роды	Исторические парки				Исторические некрополи	
	загородные		городские			
	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Lecanora</i>	10.6	1	14.9	1	18.4	1
<i>Cladonia</i>	6.8	2	6.4	4	10.5	2
<i>Melanelia</i>	5.3	3	8.5	2	5.3	4
<i>Physcia</i>	5.3	4	8.5	3	10.5	3
<i>Ramalina</i>	5.3	5	—	—	—	—
<i>Bryoria</i>	4.6	6	2.1	13	—	—
<i>Peltigera</i>	4.6	7	—	—	2.6	11
<i>Physconia</i>	3.8	8	4.3	6	2.6	9
<i>Xanthoria</i>	3.8	9	6.4	5	5.3	6
<i>Bacidia</i>	3.0	10	2.1	11	—	—
<i>Buellia</i>	2.3	11	—	—	—	—
<i>Hypogymnia</i>	1.5	13	4.3	7	5.3	5
<i>Evernia</i>	0.7	16	4.3	8	2.6	10
<i>Cetraria</i>	1.5	14	4.3	9	—	—
<i>Verrucaria</i>	2.3	12	2.1	12	5.3	7
<i>Candelariella</i>	1.5	15	4.3	10	5.3	8
Число видов, %						
в первых трех родах	22.7		31.9		39.4	
в первых пяти родах	33.3		44.5		50.0	
в первых десяти родах	49.1		66.2		71.1	

Примечание. А — количество видов в процентах от видового состава флоры; Б — место (ранг) таксона. При одинаковом числе видов преимущество в ранге отдается таксону, имеющему большее ценотическое значение.

субстрата, отсутствие *Ramalina*, *Bryoria*) (табл. 3); 4) общей чертой является ведущая роль родов *Lecanora*, *Cladonia*, *Melanelia*, *Physcia*.

Наблюдается значительное отличие видового состава лишайников исторических парков в городе и в окрестностях ($K = 43.6$) и близость такового в исторических городских парках и некрополях ($K = 75.3$) (табл. 4).

Таким образом, лишенофлора исторических садов и парков Петербурга отличается от лишенофлор загородных парков, близка к лишенофлоре исторических некрополей и зависит от зоны загрязнения, состояния зеленых насаждений и площади парка.

ТАБЛИЦА 4

Число общих видов (С) и коэффициенты Сьеренсена—Чекановского (К)
для сравниваемых лишенофлор

Сравниваемые площади, га	Показатели флоры		К		
			ЗП	ГП	ИН
1215.0	С	ЗП	—	43.6	42.4
1276.2		ГП	39	—	75.3
1066.5		ИН	36	32	—

Примечание. ЗП — загородные исторические парки; ГП — городские исторические парки; ИН — исторические некрополи.

Автор выражает глубокую признательность и благодарность начальнику отдела ландшафтной архитектуры Комитета по государственному контролю, использованию и охране памятников истории и культуры Администрации Санкт-Петербурга А. Л. Рейману, сотрудницам этого же отдела И. Л. Левиной, О. Е. Милица, начальнику отдела Управления садово-паркового хозяйства Комитета по благоустройству и дорожному хозяйству Администрации Санкт-Петербурга В. Н. Морозовой за уточнение площадей, времени создания и современных названий садов и парков, И. И. Макаровой за экскурсию по парку Александрино, И. В. Черепанову за экскурсию по Нагорному парку, А. В. Попову и В. Г. Кулакову за техническую помощь в оформлении статьи.

Данная работа поддержана грантом CEU/RSS № 1133/93 Research Support Scheme Центрального Европейского Университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архитектурная композиция садов и парков.* М., 1980. 254 с.
- Беспярых Ю. Н.* Петербург Петра I в иностранных описаниях. Введение. Тексты. Комментарии. Л., 1991. 279 с.
- Вергунов А. П., Горохов В. А.* Русские сады и парки. М., 1987. 418 с.
- Георги И. Г.* Описание столичного города Санкт-Петербурга. СПб., 1794. 757 с.
- Греч А.* Весь Петербург в кармане. СПб., 1851. 630 с.
- Даринский А. В.* География Ленинграда. Л., 1982. 190 с.
- Иванова О. А.* Сады и парки Ленинграда. Л., 1960. 56 с.
- Карманный иллюстрированный путеводитель по С.-Петербургу и его окрестностям.* СПб., 1897. 185 с.
- Куровский Г. И.* Исторические сады и парки // *Природа Ленинграда и его окрестностей.* Л., 1964. С. 93—120.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия. М., 1980. 293 с.
- Малышева Н. В.* Лишайники исторических парков окрестностей Санкт-Петербурга // *Бот. журн.* 1994. Т. 79. № 11. С. 29—35.
- Малышева Н. В.* Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей // *Бот. журн.* 1995а. Т. 80. № 8. С. 54—64.
- Малышева Н. В.* Лишайники исторических некрополей Санкт-Петербурга // *Бот. журн.* 1995б. Т. 80. № 10. С. 74—78.
- Малышева Н. В., Связева О. А.* Лишайники парка Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург) // *Бот. журн.* 1995. Т. 80. № 1. С. 108—118.
- Памятники истории и культуры Ленинграда, состоящие под государственной охраной.* Справочник. Л., 1985. 240 с.
- Петроград и его окрестности.* Пг., 1915. 336 с.
- Пушкарев И.* Описание Санкт-Петербурга и уездных городов Санкт-Петербургской губернии. СПб., 1841. Ч. 3. 168 с.
- Пушкарев И.* Исторический указатель достопамятности Санкт-Петербурга. СПб., 1846. 248 с.
- Раевский Ф.* Петербург с окрестностями. СПб., 1902. 330 с.
- Сады и парки Ленинграда.* Л., 1981. 240 с.
- Санкт-Петербург и его окрестности* (Царское Село, Павловск, Петергоф и др.). СПб., 1881. 628 с.
- Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград.* Энциклопедический справочник. М., 1992. 687 с.
- Шредер Ф.* Новейший путеводитель по Санкт-Петербургу с историческими указаниями. СПб., 1820. 244 с.
- Федотов Н. П.* Путеводитель по дачным местностям, водолечебным заведениям и морским купаниям в окрестностях С.-Петербурга по железным дорогам: Финляндской и Балтийской. СПб., 1889. 288 с.
- Экологический атлас Санкт-Петербурга.* СПб., 1992. 11 с.
- Santesson R.* Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

The lichen flora of 76 historical gardens and parks, founded in XVIII—XIX centuries was studied in St. Petersburg. They are protected as monuments of the culture, history and landscape arts. 69 lichen species were found. The lichen distribution in connection with air pollution and the state of green plantations in the city is discussed. The patterns of the park lichen flora are noticed. The comparison with the lichen flora of the suburban parks and the historical cemeteries is made.

УДК 581.4 : 582.594.2

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© И. В. Татаренко

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *GASTRODIA ELATA* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO. THE BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *GASTRODIA ELATA*
(*ORCHIDACEAE*)

Приведены новые данные по морфологии, онтогенезу и микоризе *Gastrodia elata* (*Orchidaceae*).

Gastrodia elata Blume (пузатка) — бесхорофилльная многолетняя орхидея, произрастающая на Дальнем Востоке нашей страны, а также в Китае, Корее, Японии. Границы ареала этого вида и его распространение на территории Приморского и Хабаровского краев, по-видимому, определяет муссонный климат. При изучении *G. elata* как ценного лекарственного сырья (Нечаев, Шретер, 1974) проведен подробный анализ распространения этого вида и составлена точечная карта ареала.

Следует отметить, что *G. elata* — одна из самых редких орхидей, занесенная в «Красную книгу РСФСР» (1988). Редкость находок и несистематичность сборов не позволили достаточно точно описать морфологическое строение и особенности развития *G. elata*. В отечественной литературе широко распространено мнение о монокарпичности *G. elata* (видимо, в связи с тем, что исследователям не удавалось найти вегетативные особи пузатки). Обычно это растение описывают как имеющее клубнеобразное корневище, число междоузлий которого соответствует возрасту особи (Нечаев, Шретер, 1974; Присяжнюк, Форш, 1975; Красная книга СССР, 1984; Валова и др., 1989; Вахрамеева и др., 1991, и др.). Наиболее детально этот вид изучил в Японии S. Kusano (1911). Он описал вегетативное размножение пузатки посредством развития придаточных почек. Подробный анализ статьи Kusano был впоследствии сделан G. Cone (1959). Довольно тщательно изучено и зародышевое развитие *G. elata* (Ave, 1976).

G. elata был собран нами в августе 1995 г. на о-ве Кунашир (Сахалинская обл.) в окр. пос. Серноводска. В гербариях имеются сборы *G. elata* именно с этого участка, с берегов озер Песчаного и Горячего. В окр. Серноводска однажды было найдено сразу около сотни особей в фазе цветения (Нечаев, Шретер, 1974). Нами был обнаружен крупный клон *G. elata*, состоящий как из генеративных, так и вегетативных особей. Макро- и микроскопическое изучение живых и фиксированных экземпляров позволило выявить ряд особенностей морфологии *G. elata*. Анализ большого числа разновозрастных особей позволил не только проследить этапы онтогенетического развития, но и установить возрастную структуру популяции.

Морфология побеговой системы

Побеговая система *G. elata* представлена «цепочковидным» корневищем (см. рисунок, 5), годичный прирост которого существует лишь в течение 1 года. Годичные приросты у взрослых особей значительно утолщены и представляют собой стеблевые

Морфометрические характеристики особей разных возрастных состояний *Gastrodia elata*

Характеристика	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Длина годичного прироста (клубня), см*	0.2—0.9	1.5—2.5	3—5	5—10	9—12
Диаметр клубня, см*	0.2—0.6	0.3—0.5	0.5—0.7	1—4	4—5
Число междоузлий на клубне	1—4	6—7	8—9	11—12	11—12
Число развитых боковых почек	1—2	2—4	3—6	3—9	0
Длина верхушечной почки, см*	0.05—0.10	0.2—0.4	0.4—1.0	1.5—2.5	0
Диаметр верхушечной почки, см*	0.05—0.10	0.1—0.3	0.4—0.6	0.8—2.0	0

Примечание. * — размеры приведены на 15 VIII 1995. *p* — протокры, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — взрослые виргинильные, *g* — генеративные растения.

клубни, состоящие из фиксированного числа междоузлий. Каждый годичный прирост, даже у ювенильных растений, имеет не менее 7 междоузлий; у взрослых особей их 11—12 (см. таблицу). Кора отмерших приростов сохраняется в течение ближайших 2—3 лет, тогда как сердцевина гнивает очень быстро, за 3—7 дней. Придаточные корни отсутствуют.

На каждом междоузлии находится чешуевидный лист, который по мере быстрого утолщения корневища разрывается на зубцы (доли), равномерно располагающиеся по окружности клубня. Число таких зубцов бывает меньше или равно числу сосудистых пучков, подходящих к основанию листа. Нередко пластинка чешуевидного листа гнивает, разрушается, и на корневище заметны лишь поперечные цепочки бугорков в местах подхода сосудистых пучков.

В пазухе каждого чешуевидного листа закладывается по 1 почке. Расположение почек на корневище 3-рядное. Особенно быстро развиваются боковые почки, расположенные ближе к базальной либо апикальной частям клубня. В средней части клубня почки остаются мелкими, недифференцированными.

Весьма интересна судьба этих почек после отмирания клубня. В некоторых случаях отмирает весь клубень вместе с почками, как хорошо развитыми, так и мелкими. Чаше и те и другие почки продолжают развиваться, будучи прикрепленными к сохраняющимся участкам коры, либо остаются спящими в течение еще 2—3 лет (см. рисунок, 5). После полного отмирания коры крупные почки образуют самостоятельное корневище (отдельную особь), а мелкие недифференцированные почки начинают развиваться аналогично протокрым. Таким образом, вегетативное размножение происходит с разной степенью омоложения потомства, в том числе до стадии протокры и ювенильного растения, что у других наземных орхидей наблюдается чрезвычайно редко. Корневище несет и верхушечную почку. Преимущественное нарастание корневища происходит моноподиально. Верхушечная почка у взрослых растений имеет 11—12 чешуевидных листьев и по мере развития формирует один годичный прирост. Рост почки в длину и в толщину происходит одновременно с образованием овального клубня. У экземпляров, описанных в Японии (Kusano, 1911), корневище растет преимущественно в длину, междоузлия годичного прироста вытянутые, не утолщенные. При такой форме роста значительно возрастает вегетативная подвижность особей.

Растение, перешедшее в генеративное состояние, образует верхушечное соцветие. Придаточные почки на годичном приросте, несущем соцветие, не развиты, так как запаса питательных и пластических веществ хватает только на репродуктивное усилие особи. Цветонос достигает высоты 70—120 см. В его основании находятся 4 вздутых двуднадрезанных влагалищных листа. Далее располагается 3—5 чешуевидных листьев

без цветков и 45—55 брактей, в пазухах которых расположены цветки. Несколько цветков на верхушке соцветия остаются недоразвитыми. Плодообразование достигает 57.7 %.

Онтогенетическое развитие

Протокормы *G. elata*, как и у всех орхидных, представляют собой слабо дифференцированные образования, возникающие при прорастании семян с участием гриба (см. рисунок, 1, А). Всего на 50 см² было обнаружено более 80 протокормов и мелких почек, сохраняющих связь с участками отгнивающей коры (см. рисунок, 1, Д). Развитие этих мелких (2—4 мм в диам.) почек протекает сходно с развитием протокормов, образовавшихся из семян, поэтому зачатки, возникшие как семенным, так и вегетативным путем, мы относим к группе протокормов. На апикальном полюсе протокормов вскоре отделяется одно междоузлие. Развитые протокормы имеют по 2—4 междоузлия, иногда с придаточными почками (см. рисунок, 1, В, С; см. таблицу). Протокормы семенного происхождения развиваются в течение 1 года, в то время как мелкие почки на остатках коры могут в течение нескольких лет находиться в покоящемся состоянии.

Переходом в ювенильное состояние можно считать формирование и начало роста верхушечной почки (см. рисунок, 2). Годичный прирост после ее развития имеет 6—7 междоузлий, достигает 2.5—3.5 см длины при толщине 2 мм. У ювенильных особей имеется по несколько придаточных почек, но развитие их затруднено малым энергетическим потенциалом растения. Длительность пребывания особи в ювенильном состоянии 2—5 лет.

Годичный прирост имматурных растений состоит из 8—9 междоузлий. Несколько увеличивается длина и толщина корневища (см. рисунок, 3; см. таблицу). Продолжительность этого возрастного состояния не превышает 3 лет. Придаточные почки могут начинать развитие по типу протокорма после отмирания годичного прироста.

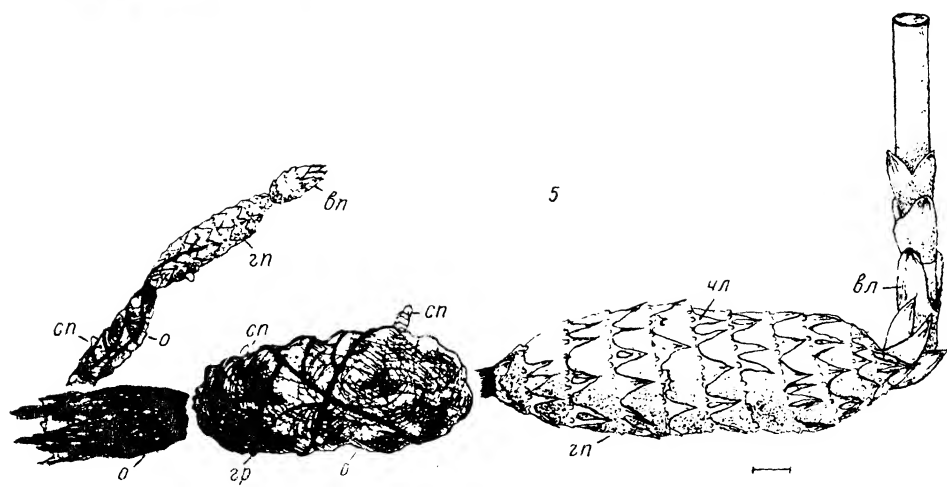
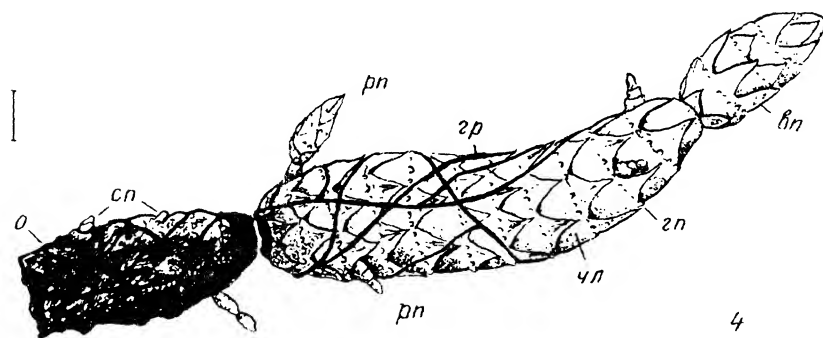
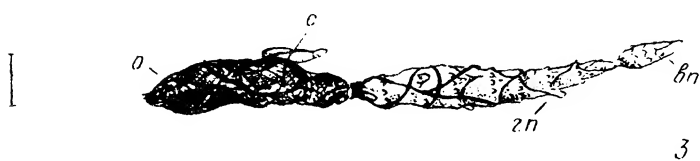
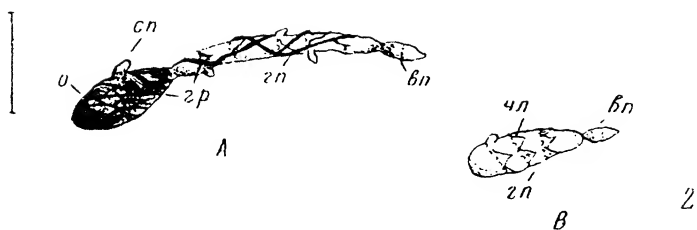
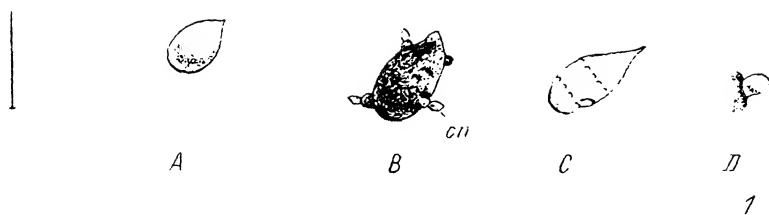
Во взрослом виргинильном состоянии особи существуют на протяжении 5—8 лет. Это самый продолжительный онтогенетический период в развитии пузатки. Число междоузлий стабилизируется (11—12) (см. рисунок, 4). Некоторые придаточные почки достигают крупных размеров и, отделяясь после разрушения несущего их клубня, дают начало имматурным и взрослым виргинильным особям.

Максимальных размеров годичный прирост корневища достигает у генеративных растений (см. рисунок, 5; см. таблицу). В генеративном состоянии особь находится только 1 год — с момента заложения соцветия в верхушечной почке корневища до отмирания соцветия вместе с годичным приростом после завершения плодоношения. Вегетативное размножение у генеративных особей, как указывалось выше, не происходит.

Таким образом, продолжительность жизни *G. elata* составляет 10—20 лет. Следует подчеркнуть большое участие особей вегетативного происхождения в жизни популяции. Высокий уровень смертности на ранних этапах развития, по-видимому, уравнивает значительную интенсивность вегетативного размножения. Клон разрастается медленно. Зачастую молодые корневища растут внутри сохраняющейся коры отмерших годичных приростов. Отмершие участки корневищ и составляют большую часть массы субстрата, в котором развиваются растения *G. elata*. Глубина залегания корневищ достигает всего 2—5 см.

Популяционная структура

Обнаруженное нами скопление особей *G. elata* занимало площадь 0.5 м². На площадке 25 × 25 см был произведен пересчет всех особей с учетом их онтогенетических состояний. Общая численность особей на площадке составила 250 экземпляров. В относительных значениях возрастной спектр оказался следующим: 57р : 20j : 12im : 9v : 2g. Левосторонний характер спектра определяется подавляющим большин-



ством молодых растений, особенно протокормов в популяции. Можно утверждать, что такой тип возрастного спектра обусловлен глубоким омоложением вегетативного потомства, что для большинства наземных орхидей не характерно.

Микориза

Важной биологической особенностью *G. elata* является ее симбиоз с почвенным грибом *Armillaria mellea* (Kusano, 1911). Тяжи гриба (до 1 мм толщ.) плотно оплетают корневище и разветвляются на отдельные гифы при проникновении во внутренние слои коры. Kusano (1911) выделил 3 слоя в коре пузатки, согласно поведению гриба; в первом (наружном) слое присутствуют клубки толстенных гиф, во втором — гифы с тонкими стенками, в третьем происходит переваривание содержимого гиф с образованием жировых капель. Мы наблюдали только 2 четко выраженных слоя: наружный слой занимают плотные пелотоны (клубки гиф), которые глубже перевариваются с образованием округлых капель питательных веществ. Интенсивность микоризной инфекции (С) (Селиванов, 1981) и ее однородность (А) (Татаренко, 1995) в корневище *G. elata* достигают максимальных значений в старых клубнях взрослых особей (С = 75 %, А = 0.79). Молодые растения зачастую заражены грибом только в базальной части (А = 0.38), и интенсивность инфекции в целом невелика (С = 7—20 %). В участках корневища генеративных особей гриб не обнаружен. Растущий годичный прирост как у взрослых, так и у молодых растений остается свободным от гриба. Микориза развивается только в сформировавшемся клубне, после окончания его роста в длину.

Тяжи гриба располагаются не только на поверхности корневищ, но и внутри старых разрушающихся клубней. Зачастую тяжи гриба врастают в кору двух соседних корневищ, прочно соединяя их друг с другом в любом месте (см. рисунок, 3). Отсутствие корней и корневых волосков у особей *G. elata* ставит орхидею в полную зависимость от гриба при поглощении из почвы воды и питательных веществ. Фактически орхидея паразитирует на грибе. Питательных веществ, получаемых при переваривании пелотонов, достаточно для формирования нового годичного прироста корневища, развития нескольких придаточных почек, а в случае генеративной особи — для образования годичного прироста и соцветия.

В паренхимных клетках корневища накапливается крахмал. Этот углевод характерен в качестве запасного питательного вещества и для других бесхлорофилльных орхидей (*Neottia*, *Epipogium*) (Растительные ресурсы..., 1994) в отличие от большинства автотрофных. Обилие питательных веществ в корневищах орхидеи привлекает большое число почвенных беспозвоночных. Нематоды обитают как в отмерших клубнях (1—5 особей нематод на 1 клубень), так и в живых и даже в нижних частях цветоносов генеративных особей. В консорциум *Gastrodia elata* входят и многие другие беспозвоночные: пауки, клещи, многоножки, дождевые черви. Один из клубней был сильно погрызен, вероятно мышами.

Экология

G. elata встречается в ограниченном спектре местообитаний. Одним из основных требований является наличие богатого субстрата и постоянно повышенного увлажнения. Отмечено увеличение численности особей в регионах с более выраженным

Онтогенетические состояния *Gastrodia elata*.

1 — протокормы: А — недифференцированный протокорм семенного происхождения, В — разветвленный протокорм с отмершей центральной частью, С — протокорм, сформировавший междоузлия, D — спящая недифференцированная почка на остатках коры отмершего клубня; 2 — ювенильные особи: А — отмерший протокорм и ювенильное растение, В — протокорм с верхушечной почкой — переход в ювенильное состояние; 3 — имматурное растение; 4 — взрослое виргинильное растение; 5 — генеративное растение. *вл* — влагалищные листья, *вл* — верхушечная почка, *гл* — живой годичный прирост текущего года, *гр* — тяжи мицелия на поверхности корневища, *о* — отмерший годичный прирост, *рп* — растущие придаточные почки, *с* — место срастания двух особей посредством тяжа, *сн* — спящие придаточные почки, *чл* — чешуевидные листья. Масштабная линейка: 1—5 — 1 см.

муссонным климатом (Нечаев, Шретер, 1974). На Курильских о-вах, как и в Нижнем Приамурье, *G. elata* приурочена исключительно к ольшанникам. В Японии этот вид распространен преимущественно в дубняках (Kusano, 1911). В Приморском крае *G. elata* встречается в белоберезовых, осиновых, дубовых лесах и зарослях кустарников. Необходимо помнить, что распространение орхидей, как правило, обусловлено наличием в почве их грибных симбионтов. Однако, несмотря на то что *Armillaria mellea* является широко распространенным почвенным грибом и паразитирует на целом ряде других растений (например, картофеля), *Gastrodia elata* относится к группе самых редких орхидей России. Причины редкости кроются как в биологических особенностях вида, так и в приуроченности орхидеи к районам с определенными климатическими условиями. Заготовка корневищ в лекарственных целях населением также ведет к снижению численности популяций этого вида.

Статья подготовлена к публикации при поддержке фонда Джона и Катрин Мак Артуров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вилова З. Г., Васильев В. И., Животченко Л. И. и др. Лазовский заповедник. М., 1989. 206 с.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. М., 1991. 222 с.
- Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 476 с.
- Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1984. Т. 2. 478 с.
- Нечаев А. Р., Шретер А. И. Распространение и биологические особенности *Gastrodia elata* Blume // Бюл. ГБС АН СССР. 1974. Вып. 93. С. 41—48.
- Присяжнюк Н. П., Форш О. Д. К флоре Лазовского государственного заповедника // Тр. Биол.-почв. ин-та. Нов. сер. Владивосток, 1975. Т. 24 (127). С. 125—128.
- Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Семейства *Butomaceae-Typhaceae*. СПб., 1994. 271 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.
- Татаренко И. В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 64—72.
- Ave K. A reinvestigation of the development of the embryo sac in *Gastrodia elata* Blume (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. 1976. Vol. 40. N 165. P. 99—102.
- Cone G. B. *Gastrodia* and mycorrhiza // Bull. Wellington Bot. Soc. 1959. Vol. 10. N 31. P. 3—5.
- Kusano S. *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea* // J. Agric. Coll. Tokyo Univ. 1911. Vol. 4. P. 1—66.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 19 II 1996

SUMMARY

The large clone of *Gastrodia elata* was found on Kunashir Island in summer 1995. Some data on morphology, onthogeny, mycorrhiza and population structure of *G. elata* are presented.

© М. Л. Кузьмина

ЗНАЧЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЗРЕЛОГО ЭНДОКАРПИЯ ДЛЯ УТОЧНЕНИЯ СИСТЕМЫ РОДА *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*)

M. L. KUZMINA. SIGNIFICANCE OF THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE ENDOCARPUM
FOR THE ELABORATION OF THE SYSTEM OF THE GENUS *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*)

Изучено анатомическое строение зрелого эндосперма у 7 видов из различных подродов и секций рода *Sambucus*. У представителей секции *Scyphidanthè* обнаружен новый для рода тип строения волокон эндосперма. Высказано предположение о том, что данную группу следует рассматривать в системе рода *Sambucus* в ранге подрода.

Плод у представителей рода *Sambucus* L. представляет собой костянку. Анатомо-морфологические исследования плода проводились ранее на видах *S. ebulus* L., *S. nigra* L. и *S. racemosa* L., при этом главное внимание уделялось изучению онтогенеза тканей плода (Lampe, 1886; Бордзиловский, 1888; Farmer, 1888—1889; Garcin, 1890; Артюшенко, 1951; Каден, 1965; Загорча, 1975; Roth, 1977; Непомнящая, 1984). В результате проведенных исследований установлено, что в эндосперм преобразуются 3 внутренних слоя клеток стенки завязи, выстилающих полости гнезд. Дифференцировка двух внутренних слоев клеток начинается еще на стадии заложения долей околоцветника (Артюшенко, 1951). Клетки вытягиваются и образуют волокна, располагающиеся во взаимно перпендикулярном направлении: внутренний — горизонтально, наружный — вертикально. Каждый слой представлен 1(2) рядами клеток. В процессе дифференцировки волокон их стенки утолщаются и одревесневают. Самый наружный из трех слоев эндосперма начинает дифференцировку несколько позднее (Farmer, 1888—1889; Артюшенко, 1951), но заканчивает ее одновременно с волокнами. Клетки этого слоя, именуемые в литературе каменистыми (Артюшенко, 1951; Каден, 1965; Загорча, 1975), несколько вытянуты в радиальном направлении и располагаются в один ряд. Стенки их утолщаются, но в отличие от волокон не одревесневают (Артюшенко, 1951).

Косточки (эндосперм) у различных видов рода *Sambucus* имеют бугорчатую поверхность за счет неодинаковой высоты каменистых клеток. Форма и размеры этих бугорков являются хорошим систематическим признаком на уровне подродов и секций. Это послужило поводом к исследованию анатомических признаков зрелого эндосперма у видов рода *Sambucus*, принадлежащих к различным под родам и секциям.

Были изучены образцы косточек широко распространенного в Европе, а также известного из Юго-Западной Азии, Средиземноморья и Центральной Африки вида *S. ebulus* L., единственного представителя подрода *Ebulus* (Spach) Samut.; юго-восточноазиатского вида *S. wightiana* Wall. ex Wight. et Arn. из секции *Wightia* Samut.; австралийского вида *S. australasica* (Lindl.) Fritsch из секции *Tripetalus* (Lindl.) Fritsch; характерного для Европы и Средиземноморья вида *S. nigra* L. из секции *Sambucus*; исключительно европейского вида *S. racemosa* L. из подрода *Olma* Rafin.; видов *S. javanica* Reinw. ex Blume и *S. formosana* Nakai, представляющих секцию *Scyphidanthè* (Miq.) Fritsch (первый из них широко распространен в Юго-Восточной Азии и Малайзии, а второй обитает на Филиппинских о-вах и о-ве Тайвань). К сожалению, из-за отсутствия в нашем распоряжении соответствующего материала, в этом списке нет южноамериканского вида *S. australis* Schlecht. из монотипной секции *Heteranthè*.

Целью настоящей работы было сравнительное исследование эндосперма как ранее изучавшихся, так и не подвергавшихся исследованию видов. Неожиданным и очень важным для таксономии результатом исследования явилось то, что в одной из групп рода *Sambucus* (секции *Scyphidanthè*) был обнаружен новый необычный тип волокон эндосперма, чему и посвящена данная статья.

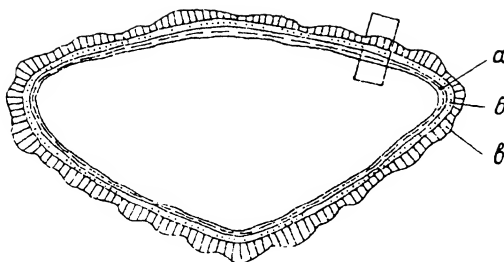


Рис. 1. Схема поперечного среза косточки у видов рода *Sambucus*.

Слои: а — горизонтально ориентированных волокон; б — вертикально ориентированных волокон; в — каменных радиально удлиненных клеток.

Материал и методика

В качестве материала были использованы косточки, собранные с гербарных экземпляров, предварительно выдержанные в размягчающей смеси (раствор спирта, воды и глицерина в равных частях).

Исследованные образцы.

S. ebulus: «Кавказ. Тифлисская губ. Душетский уезд, Военно-Грузинская дорога в окрестностях ст. Ананура по бер. р. Бел. Арагвы. 28 VII 1916. П. Н. Крылов».

S. wightiana: «China occidentalis. Terra Tangutorum (prov. Kansu). 21 VIII—2 IX 1872. N. M. Przewalski».

S. nigra: «Железноводск, 24 VIII 1945. Проханов».

S. racemosa: «Ленинград. Ботанический сад им. В. Л. Комарова. 23 IX 1985. М. Самутина».

S. javanica: «В. Китай, пров. Чжэц-зян, Юнь-Ци, около 10 км от Ханчжау. 23 X 1958. А. Л. Тахтаджян».

S. formosana: «Formosa, 1864, R. Oldham. N 202».

Препараты изготавливали при помощи замораживающего микротомы и изучали под световым микроскопом (СМ) МББ-1, а также на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Jeol, JSM-35C.

Для облегчения трактовки иллюстраций на рис. 1 показан схематический поперечный срез косточки, на котором буквами обозначены слои эндокарпия. Последующие рисунки статьи представляют собой расшифровку прямоугольного фрагмента, выделенного на этой схеме.

Результаты и их обсуждение

Оказалось, что у представителей большинства систематических групп рода в состав эндокарпия входят округло-полигональные в поперечном сечении волокна с равномерно утолщенными стенками, простыми порами и вытянутыми окончаниями. Утолщения стенок волокон и расположенных снаружи от них каменных клеток происходит таким образом, что создается система связанных между собой поровых каналов. Обычно поровые каналы одной каменной клетки связаны с поровыми каналами двух рядом расположенных вертикальных волокон (рис. 2). Виды из разных подродов и секций незначительно различаются по диаметру волокон и высоте каменных клеток. Например, у австралийского вида *S. australasica* из секции *Tripetalus* высота каменных клеток меньше, а диаметр волокон, наоборот, немного больше, чем у других изученных представителей рода (рис. 2, 3). В остальном анатомические признаки строения эндокарпия оказались вполне единообразными для видов *S. ebulus*, *S. wightiana*, *S. australasica*, *S. nigra* и *S. racemosa* (рис. 2, 1, 2, 4, 5).

Совершенно иная картина наблюдается на поперечном срезе эндокарпия у *S. formosana* и *S. javanica* из секции *Scyphidanthè*. Волокна в поперечном сечении имеют не округло-полигональную, а прямоугольную форму. Внимание сразу привле-

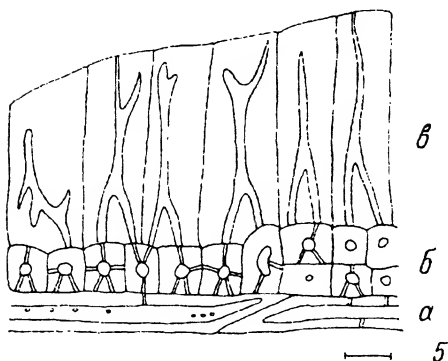
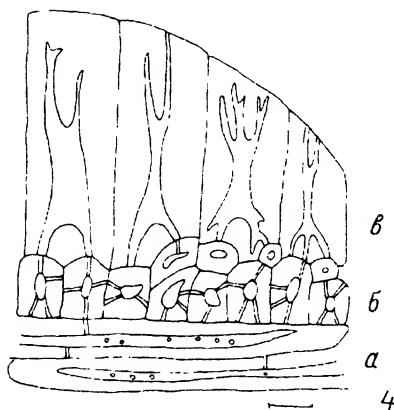
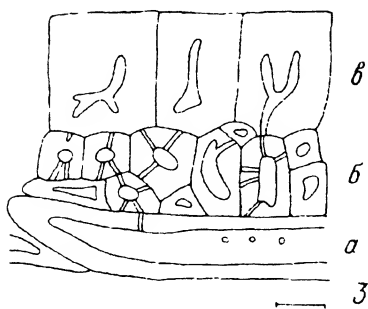
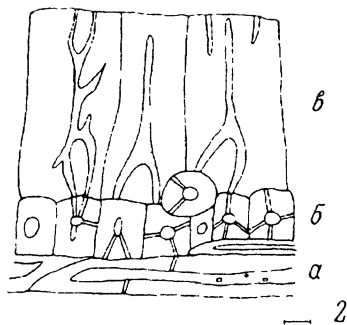
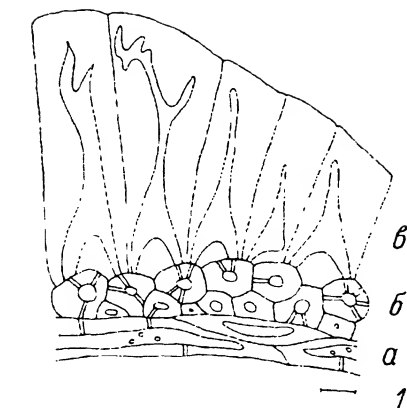


Рис. 2. Поперечный слой эндокарпия.

1 — *S. ebulus* (subgen. *Ebulus*); 2 — *S. wightiana* (sect. *Wightia*); 3 — *S. australasica* (sect. *Tripetalus*); 4 — *S. nigra* (sect. *Sambucus*); 5 — *S. racemosa* (subgen. *Olma*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

кает необычный характер утолщений этих клеток. Поскольку волокна наружного и внутреннего слоев имеют идентичное строение и ориентированы взаимно перпендикулярно, на одном срезе можно наблюдать их в разных ракурсах (рис. 3). На поперечном срезе полость такого волокна имеет вид узкой щели с извилистыми стенками. Под СМ на продольно ориентированных волокнах утолщения стенок создают видимость мелкой косой исчерченности примерно под углом $35\text{--}40^\circ$ к продольной оси волокна.

Более полное представление о характере утолщений стенок волокон дают фотографии, сделанные на сканирующем микроскопе со сколов косточки *S. javanica* (см. таблицу-вклейку). На поперечном сколе косточки внутренний ряд волокон ориенти-

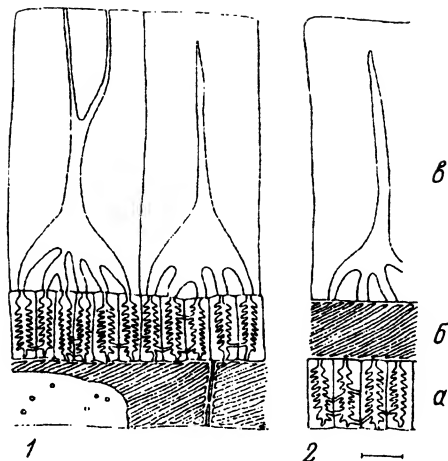


Рис. 3. Строение эндокарпия *Sambucus formosana* (subgen. *Scyphidanthé*) на поперечном (1) и на продольном (2) срезах.

Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

стенку с порами (см. таблицу-вклейку, 4). Полости волокон сужены в той части, которая обращена внутрь косточки, а снару́жи имеют сводообразное расширение (см. таблицу-вклейку, 1, 2, 3).

Кроме того, описываемые волокна отличаются от волокон предыдущего типа тем, что имеют тупые окончания (рис. 3, 1). Концы соседних волокон совпадают друг с другом, поэтому на поперечных срезах никогда не наблюдается второго ряда клеток, как это происходит в случае находящихся друг над друга вытянутых концов волокон у видов из предыдущих групп.

Каменные клетки наружного слоя эндокарпия имеют полости, соединяющиеся поровыми каналами с наружным слоем волокон, но каждая каменная клетка связана поровыми каналами не с двумя, а с пятью-шестью вертикальными волокнами (рис. 3, 1; см. таблицу-вклейку, 1, 3).

Ряд морфологических особенностей представителей секции *Scyphidanthé* свидетельствует о ее значительной обособленности в системе рода *Sambucus*. От прочих секций и подродов ее отличают признаки генеративной сферы: интрорзные пыльники (у прочих представителей рода — экстрорзно-латрорзные и латрорзные), полунижняя завязь (у других — нижняя), функционально однополые цветки (женские лишены околоцветника и тычинок, а мужские имеют нормально развитый околоцветник и рудиментарный гинецей). Только для этой группы характерны специализированные экстрафлоральные бокальчатые нектарники, расположенные на веточках соцветия, по всей вероятности, гомологичные цветкам. Функцию экстрафлоральных нектарников в других таксономических группах рода выполняют прилистники и прицветники (Самутина, 1986в). Однако отличия в строении волокон эндокарпия у видов секции *Scyphidanthé* на анатомическом уровне убеждают в том, что обособленность данной таксономической группы гораздо существеннее, чем предполагалось ранее (Fritsch, 1897; Schwerin, 1909; Самутина, 1986а).

На основании морфологических особенностей строения соцветий и цветков для рода *Sambucus* мною (Самутина, 1986а) была предложена новая система, состоящая из трех подродов. Два из них — подрод *Ebulus* (Spach) Samut. и подрод *Olma* Rafin. — совпадают по объему с секциями *Ebulus* Spach и *Botrysambucus* Spach соответственно, принимаемыми в системе К. Fritsch (1897). В третий подрод *Sambucus* объединены представители пяти секций, в основном по объему совпадающих с таковыми из системы К. Fritsch (1897). В основу объединения этих секций был положен единый признак укорачивания главной оси соцветия при образовании щитковидной метелки.

Сюда же была отнесена и секция *Scyphidanthé* (Miq.) Fritsch, кстати, первоначально описанная F. Miquel (1856) в ранге подрода.

Проведенные исследования дают основание для того, чтобы рассматривать эту

группу наравне с тремя другими более крупными подразделениями рода, т. е. восстановить для этого таксона ранг подрода — subgen. *Scyphidanthé* Miq. Он представлен четырьмя видами (*S. javanica* Reinw. ex Blume, *S. formosana* Nakai, *S. henriana* Samut. (Самутина, 1986б), *S. hookeri* Rehder), распространенными в Юго-Восточной Азии и Малайзии. Это полукустарники или кустарники; листья снабжены железковидными прилистниками в числе 2 пар; соцветие — облиственная в основании щитковидная метелка. На веточках соцветия присутствуют специализированные бокальчатые, сфероидальные или булавовидные нектарники. Цветки однополые и функционально однополые: женские лишены околоцветника и тычинок; функционально мужские имеют нормально развитый околоцветник и рудиментарный гинецей. Доли венчика в бутоне створчато сложенные, снабжены одной парой боковых жилок; тычинки с цилиндрическими тычиночными нитями, сросшимися с трубкой венчика по всей ее длине, с маленьким прямым связником и интрорзными пыльниками; завязь полунижняя; доли рыльца удлинненные, свободные. Косточки яйцевидные или широкояйцевидные, выпуклые, в месте прикрепления к плаценте коротко заостренные, с крупнобугорчатой поверхностью. Волокна эндосарпия в сечении прямоугольные, радиально уплощенные, на конце затупленные, со вторичной оболочкой, несущей утолщения в виде косо ориентированных, тонких параллельных тяжей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюшенко З. Т. Развитие цветка и плода жимолостных // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1951. Сер. 7. Вып. 2. С. 152—163.
- Бордзиловский И. К. О способах развития ягодных и мясистых плодов // Зап. Киев. о-ва естествоисп. 1888. Т. 9. Вып. 1—2. С. 65—106.
- Загорча К. К. Анатомическое строение околоплодника черной бузины (*Sambucus nigra* L.) // Гистогенез крупных плодов культурных растений. Кишинев, 1975. С. 41—44.
- Каден Н. Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 775—787.
- Непомнящая О. А. Род *Adoxa* L. (*Adoxaceae* R. E. Trautv.) и его положение в системе: Дис. ... канд. биол. наук (ЛГПИ им. А. И. Герцена). Л., 1984. 266 с.
- Самутина М. Л. Изменения в системе рода *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 11. С. 1557—1559.
- Самутина М. Л. Новый вид рода *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) из Китая // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 8. С. 1120—1122.
- Самутина М. Л. Монография рода *Sambucus* L.: Дис. ... канд. биол. наук (БИН АН СССР). Л., 1986в. 268 с.
- Farmer J. B. On the development of the endocarp in *Sambucus nigra* // Ann. Bot. 1888—1889. Vol. 2. N 7. P. 389—392.
- Fritsch K. *Caprifoliaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. Abt. 4. S. 156—169.
- Garcin A. G. Recherches sur l'histogenese des pericarpes charnus. Paris, 1890. 401 p.
- Lampe P. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung saftiger Frucht // Zeitschr. Naturw. Abt. Deutsch. Ges. Wiss. (Posen). 1886. Bd 59. S. 295—323.
- Miquel F. A. Flora Indiae Batavae. Leipzig, 1856. Vol. 2. 1103 p.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. Berlin; Stuttgart, 1977. 675 p.
- Schwerin F. Monographie der Gattung *Sambucus* // Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 1909. N 18. S. 1—56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 V 1996

SUMMARY

The mature endocarpium of 7 species was examined by light microscopy, *Sambucus ebulus*, *S. wightiana*, *S. australasica*, *S. nigra*, *S. racemosa*, *S. formosana* and one, *S. javanica*, by scanning electron microscopy. The structure of the fibers in most of the subgenera and sections of the genus

Sambucus are similar. The fibers are roundish-polygonal in cross-section and possess an evenly thickened walls and tapered ends. Only the species of the section *Scyphidanth* (Miq.) Fritsch have specific fibers. They are rectangular in cross-section, and possess undulatory thickened walls and obtuse ends. This group has other specific characters: introrse anthers, semi-inferior ovary etc. The suggestion is made that this group is not a section but a subgenus of the genus *Sambucus*.

© Ю. П. Кожевников

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОСЕЛКА ВОЛОЧАНКА (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧАСТЬ ЮЖНОГО ТАЙМЫРА)

Yu. P. KOZHEVNIKOV. VEGETATIONAL COVER IN THE NEIGHBOURHOOD OF VOLOCZANKA
SETTLEMENT (CENTRAL PART OF SOUTHERN TAIMYR)

Установлено, что к северу от плато Путорана в центре п-ова Таймыр находится полоса северной тайги более 50 км шириной. Эта тайга обеднена флористически. Местная флора окр. пос. Волочанка на р. Хета содержит 172 вида. Растительный покров в основном представлен редколесьями, кустарниковыми зарослями и болотами.

Плато Путорана резко обрывается к северу, сменяясь Северосибирской низменностью. Гипсометрические уровни в этой низменности, особенно в ее южной части, даже на возвышениях не превышают 100 м. В центральной части южного Таймыра находится водораздел рек пясинской и хатангской систем. На больших площадях он образован песками, отчасти переважаемыми. Этот водораздел очень интересен с ботанико-исторической точки зрения, однако он остается совершенно неизученным. Можно лишь констатировать существование на нем лиственных редколесий. К западу (в верховьях р. Дудыпты) и к востоку (в верховьях р. Хеты) редколесья сгущаются, образуя северную тайгу. Вдоль Дудыпты этот покров ниже Усть-Авама сменяется лесотундрой, которая западнее уже в среднем течении Дудыпты переходит в тундру. Вдоль Хеты на восток леса изреживаются, однако растительный покров остается северотаежным почти до низовьев р. Хатанги. Лишь вблизи Хатангского залива редкостойная северная тайга переходит в тундру.

Принадлежность центральной части южного Таймыра к северной тайге вытекает из отсутствия на ней тундровых формаций и тундровых элементов ландшафта. Далее приведен перечень растений, из которого видно, что, за исключением немногих видов, флора также не является тундровой. Этот таежный ландшафт несомненно неполноценный по сравнению с типично таежными районами, его можно сопоставить с подобными ландшафтами на р. Анадырь, где лиственницы иногда вовсе нет, но остальные формации таежные. Признаком окраинной северной тайги можно считать характер высоких приречных тальников, которые образованы в ней бореальными видами, практически не выходящими в тундровую зону (*Salix dasyclados*,¹ *S. viminalis*; на востоке — *S. udensis*, *S. schwerinii*). В тундровой зоне приречные ивняки образованы другими (тундровыми) видами (*S. lanata*, *S. pulchra*; на востоке — *S. alaxensis*, *S. krylovii*). В лесотундре наблюдаются и те и другие ивняки.

Из-за недостатка сведений южную границу Арктики в центральной части Таймыра проводили практически по подножию плато Путорана (Юрцев и др., 1978). В «Атласе Арктики» (1985) на схеме ботанико-географического деления, составленной О. В. Ребристой и Б. А. Юрцевым, самая северная излучина р. Хеты, где находится пос. Волочанка, показана в подзоне южных гипоарктических тундр (с. 125), а на

¹ Номенклатура видов приводится по сводке С. К. Черепанова (1981).

схеме флористического районирования тех же авторов (с. 126) — вне Арктики. Следует отметить, что на схеме флористического районирования граница Арктики на Таймыре существенно уточнена по сравнению с более ранним пониманием (Юрцев и др., 1978). Однако это уточнение не приведено в соответствие с ботанико-географическим делением, так как одна и та же территория не может быть отнесена к подзоне южных тундр и к бореальной зоне (получается, что в тундре господствуют бореальные виды). Но в таком случае это и не тундра, и не Арктика, как это и есть в районе Волочанки. Флористические и ботанико-географические границы могут не совпадать и, скорее всего, совпадают очень редко. Однако соотношение их не должно быть противоречивым.

Еще А. А. Дедов (1933), подытоживая результаты ботанических экспедиций 20—30-х годов, на схеме естественно-исторического районирования очень точно показал северную границу лесотундры на Таймыре. Он отнес лесотундру к северной окраине Центрально-Сибирского плоскогорья. В своей оценке Дедов руководствовался характером растительного покрова, так как большие территории, включенные им в названный район, расположены севернее плато и относятся к Центральной равнине на его схеме, называемой также Северосибирской низменностью.

Район пос. Волочанка на р. Хете можно рассматривать как эталонный для всей запуторанской тайги. Рельеф практически равнинный, его наивысшие отметки — около 50 м над ур. м., а относительные превышения не достигают и 25 м, но поскольку близкое расположение разновысотных уровней встречается редко, относительная высота наиболее резких поднятий составляет не более 10 м.

Поверхностный субстрат почти повсеместно представлен суглинками, образующими мощную толщу. Лишь кое-где близ р. Хеты встречаются пески. Благодаря суглинистой толще местность изобилует озерами различной формы и площади, а также болотами (рис. 1). Последние представлены двумя категориями: осоковые болота (обычно обводненные) и моховые (обычно сухие). Первые приурочены к более низким уровням, где занимают большие площади и окружают озера. Для них характерны *Carex aquatilis*, *C. chordorrhiza*, *Arctophila fulva*, *Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*, *Comarum palustre*. Местами отмечаются *Arctagrostis arundinacea*, *Caltha palustris*, *Saxifraga cernua*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Epilobium davuricum*.

Моховые болота чаще располагаются в центральной части возвышений. Однако и среди осоковых болот существуют плоские торфяные возвышения 0.3—0.5 м (рямы). На них сформированы редколесья, тогда как на собственно осоковых болотах деревьев нет. На малых по площади рямах деревья также не растут, но могут быть обильны кустарники, в частности *Alnus fruticosa*. Обычными обитателями рямов являются *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Calamagrostis langsdorffii*, *C. holmii*.

Редколесья и редкостойные леса приурочены к возвышенным элементам рельефа, причем наиболее продуктивные ерничково-лишайниковые леса отмечены на наиболее высоких уровнях и на протяженных скатах к озерам. Несмотря на относительно высокие деревья, такие леса очень разрежены и очень бедны флористически. В них обитают *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Arctous alpina*, *Luzula nivalis*, *Equisetum pratense*.

Вдоль речек с хорошо выраженной долиной в наиболее дренируемых местах растут особенно крупные (12—15 м выс.) лиственницы, образующие лишь 1—2 ряда над склоном долины. На резко отграниченных от болот плоских увалах (около 2 м выс.) с мощным моховым покровом древостой образованы очень разреженной лиственницей 3—5 м выс.

В редколесьях часто существует разреженный подлесок из *Alnus fruticosa*, *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. glauca*. Мощная моховая дернина, как правило, сухая и покрыта лишайниками, голубикой и багульником. Обычны и влажные участки, на которых обитают *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Calamagrostis langsdorffii*.

Геоботаническое разнообразие лиственничных лесов и редколесий очень сходно с таковым Хатангского района согласно данным Л. Н. Тюлиной (1937) и нашим

собственным наблюдениям. Более того, в районе Волочанки не обнаружены в листовенниках, и вообще во флоре, такие тундровые виды, как *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix reptans*, *Melandrium apetalum*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis oederi* и др. Их отсутствие свидетельствует о более бореальном характере растительного покрова в районе Волочанки, чем в низовьях р. Хатанги, что соответствует удаленному положению первого от морских побережий.

На возвышенных местах кое-где имеются безлесные участки, но со старыми пнями, а также со старыми голыми пятнами (выплесками суглинка) и с пятнами эродированной почвы. На пятнах обнаруживаются *Juncus biglumis*, *Carex vaginata*, *C. fuscicula*, *Poa arctica*, *Arctous erythrocarpa*, *Salix polaris*, *S. reticulata*. По соседству нередки болотины с *Carex aquatilis*, *Eriophorum polystachyon* и лужи — бочажки с *Ranunculus gmelinii*, *Sparganium hyperboreum*, заросшие по краям *Petasites frigidus*.

Разнообразие растительности на возвышениях обусловлено большей или меньшей примесью супеси к суглинку. Редколесья здесь часто сменяются зарослями кустарников с лишайниково-моховым покровом, в которых доминируют рослые *Betula nana* и *Salix glauca*, обильны голубика или багульник. На скатах обычны заросли ольховника и *Salix lanata*.

Понижения рельефа, иногда очень слабо выраженные, четко обозначены болотной растительностью. В глубоких понижениях обычны озера с заболоченными берегами. Часто с одной стороны озера берег возвышенный и тогда занят густым ивняком из *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. hastata*, обрамленным луговой растительностью (*Ranunculus propinquus*, *Rubus arcticus*, *Pyrola rotundifolia* subsp. *incarnata*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Veratrum album*, *Luzula parviflora*, *Polemonium acutiflorum*, *Galium boreale* и др.).

По мелководьям озера зарастают *Arctophila fulva*, чаще *Carex aquatilis*. Заросли осоки переходят в более или менее обводненное болото.

Обширные осоковые болота встречаются на разных гипсометрических уровнях. Везде на них имеются рямы, покрытые морошкой. На многих возвышениях существуют обширные сухие торфяные болота с пластом торфа до 40—50 см. Лиственница на них не растет. Именно эти болота часто называют тундрой, и как тундра они дешифрируются на аэрофотоснимках. В действительности это — таежное образование, так как распространено преимущественно в тайге.

Как только с возвышенности начинается скат, появляются редкостойные листовенники с кустарниковой опушкой. Но иногда переход лес—болото происходит на одном и том же уровне, и тогда заметно, что болото наступает на лес. По его краю имеются засохшие на корню деревья. В других местах на границе между редколесьем и болотом сухостой отсутствует. Сама граница очень резкая по характеру напочвенного покрова: под редколесьем он сухой моховой, а на смежном открытом месте — сырой с осоками и пушицей. Березка и багульник, растущие и там, и здесь, имеют разное обилие. По краю редколесья растут *Salix glauca*, *S. pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *Equisetum arvense*, *E. variegatum* и др., на мхах часто обильны лишайники. На открытых местах рядом появляются *Epilobium davuricum*, *Petasites frigidus*, *Carex dioica*, отдельные кустики *Salix dasyclados*; здесь же существуют вслушивания плывуна, на которых растут *Juncus castaneus*, *Carex vaginata*, *Minuartia verna* subsp. *glacialis*.

Характер границы между редколесьем и открытым, обычно заболоченным, участком очень постоянен на всей изученной территории и независимо от топографии определяется типом дернины.

Крутые склоны покрыты зарослями кустарников. Однако в нижней части склонов иногда встречаются пышные луговые участки, приуроченные к местам поверхностного стока воды. На таких участках, сверху оконтуренных зарослями ив и ольховника, отмечены *Allium schoenoprasum*, *Angelica decurrens*, *Veronica longifolia*, *Ranunculus repens*, *R. propinquus*, *Equisetum arvense*, *Trollius asiaticus*, *Caltha palustris*, *Cardamine macrophylla*, *Polygonum viviparum*, *Carex aquatilis*, *Salix hastata*, *S. boganiensis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Cerastium alpinum* subsp. *jenisejense*, *Veratrum album*, *Achillea*

millefolium, *Delphinium elatum*, *Rubus arcticus*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*. Имеются голые пятна вязкого суглинка.

Одной из наиболее примечательных геосистем данного района является высокий приречный склон к р. Хете. В паводок он подмывается и обваливается. Его расчлениают ручьи, в основном во время таяния снегов. По большей части склон закустарен ольховником и ивами (главным образом *Salix lanata*, но есть также *S. jenisejensis*, *S. hastata*, *S. viminalis*). Кое-где растут одиночные лиственницы, обильные над склоном, где те же кустарники образуют непроходимые заросли.

Преимущественно в нижней половине приречного склона обычны также луговые участки с *Artemisia dracunculus*, *Gentiana acuta*, *Delphinium elatum*, *Aster sibiricus*, *Cardamine macrophylla*, *Tanacetum bipinnatum*, *Chamaerion angustifolium*. Видовой состав лугов непостоянен. Местами на них доминирует полынь эстрагон, тогда как на других аналогичных местах ее нет, но растут *Angelica decurrens*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa pratensis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polemonium acutiflorum*, *Melandrium affine* и др. В окончаниях долинок ручьев, прорезающих склон, обычны лужайки с нивальным оттенком, т. е. здесь залеживается снег. На них обитают *Veratrum album*, *Cerastium alpinum* subsp. *jenisejense*, *Veronica longifolia*.

Лиственница является единственным хвойным деревом, но среди лиственных преобладают древовидные ивы (*Salix viminalis*, *S. jenisejensis*, *S. dasyclados*), реже — *Alnus fruticosa*. Вдоль р. Хеты на низких уровнях тальники занимают иногда большие площади. Древовидные *Salix dasyclados* здесь имеют среднюю высоту 3.5 м, но обычные деревья 4—5 м.

Во многих местах тальники чисто хвощовые, но обычны и редкотравные, поскольку густые сомкнутые кроны пропускают очень мало солнечного света. В половодье тальники по большей части заливаются. По их приречным опушкам на сыром голом суглинке встречаются отдельные виды, специфичные для этих условий в данном районе: *Sagina intermedia*, *Agrostis stolonifera*, *Poa pratensis* subsp. *colpodea*, *Carex saxatilis*, *Juncus brachyspathus*.

Пески в изученном районе редки. Лишь в одном месте около Хеты в 3 км ниже Волочанки имеется сравнительно крупный контур песчаных наносов, образующих плоский холм (15 × 15 м²) на краю густых зарослей тальника на суглинке. Далее вниз по реке пески протягиваются в виде древнего прируслового вала. Поверхность песков по большей части закреплена. Местами их покрывают лишайники. Кустарники на песках единичны (*Salix hastata*, *S. viminalis*). По краям песков растут крупные кусты *Alnus fruticosa*, которых нет в окрестных зарослях тальника на сыром суглинке. Только на этих кустах, т. е. растущих на песке, обнаружен паразит ольховника — *Boschniakia rossica*, хотя сам ольховник в районе очень обычен и обитает в различных условиях, впрочем нигде не образуя крупных чистых зарослей. Травы местами разрежены, но кое-где образуют стущения в виде луговых участков непостоянного состава и различного облика. Во флористическом отношении эти пески, особенно плоский холм, оказались весьма специфичны. Только на них обнаружены *Drays grandis*, *Arabis alpina*, *Silene repens*, *Hedysarum dasycarpum*, *Anemone sylvestris*, *Castilleja pallida* subsp. *hyparctica*, *Astragalus schelichovii*, *A. frigidus*, *Pachypleurum alpinum*, *Arnica iljinii*, *Androsace septentrionale*. Кроме того, здесь отмечены *Tanacetum bipinnatum*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana*, *Poa pratensis*, *P. filiculmis*, *Aster sibiricus*, *Potentilla stipularis*, *Rosa acicularis*, *Chamaerion angustifolium*, *Bromopsis pumPELLiana*, *Cerastium alpinum* subsp. *jenisejense*, *Melandrium affine*, *Elymus macrourus*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Parnassia palustris*, *Erigeron polytus*, *Astragalus alpinus*, *Polygonum viviparum*, *Pyrola rotundifolia* subsp. *incarnata*, *Ribes rubrum*, *Angelica decurrens*.

Некоторые виды обитают лишь на песчаном холме, тогда как другие обнаруживаются и на узком песчаном валу, тянущемся от холма.

Характерно, что на песках в данном месте отсутствуют *Armeria maritima* и *Allium schoenoprasum*, найденные в других местах. Причина их отсутствия, по-видимому, заключается в том, что их диаспоры просто не попали сюда. Примечательно и то,

что здесь нет и весьма банальных псаммофилов, таких как *Arenaria capillaris*, *Salix nummularia*, *Rumex graminifolius*, которые наверняка имеются на водоразделе рек Хеты и Дудыпты.

Перечень видов сосудистых растений окр. пос. Волочанка (рис. 1).

Equisetum arvense L. s. str. Один из наиболее обычных видов, обитающий в различных условиях.

E. pratense Ehrh. В лишайниковых листовенничниках и ерниках; на обнаженных песках; на супесчаных холмиках с лишайниковым ковром. Обычно.

E. fluviatile L. На сырых наилках вдоль р. Хеты и мелких речек. Обычно.

E. scirpoides Michx. В лишайниково-моховых редколесьях на супеси. Редко.

E. variegatum Schleich. На моховом ковре по краю редколесий. Редко.

Huperzia selago (L.) Bernh. s. str. По окраинам низинных болот, на мхах. Редко.

Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. Образует редкостойные леса и редколесья на возвышениях; одиночно растет на склонах к р. Хете, на торфяных болотах.

Характерно, что листовенница как крупная, так и мелкая имеет маленькие шишки, такие как у типичной *Larix gmelinii*, но очень часто с закругленными или прямосрезанными кроющими чешуями, как у *L. sibirica*, хотя встречаются шишки и с выемчатыми чешуями.

Sparganium hyperboreum Laest. В озерах на разных уровнях. Спорадично.

Triglochin palustre L. На сырых наилках у р. Хеты. Редко.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. По возвышенным берегам озер; на сырых дорогах; на болотах. Обычно.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. В осоковых болотах; в бочажках с водой; на сырых суглинках. Обычно.

Agrostis vinealis subsp. *kudoii* (Honda) Tzvel. На песках. Редко.

A. stolonifera L. На сырых наилках и лугах. Редко.

Calamagrostis holmii Lange. На сырых наилках у р. Хеты; на рьях. Спорадично.

C. langsdoiffii (Link) Trin. В зарослях кустарников; на лугах; в осоковых болотах; в редколесьях. Обычно.

C. lapponica (Wahlenb.) Hartm. В осоковых болотах. Спорадично.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn. На песках. Редко.

Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. На сырых суглинках. Обычно.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. На песках. Редко.

Poa arctica R. Br. На голых пятнах на возвышениях. Редко.

P. filiculmis Roshev. На песках. Редко.

Этот вид, по всей видимости, представляет расу *P. glauca* Vahl, который в данном районе не представлен номинальной расой.

P. pratensis L. subsp. *pratensis*. На луговых участках на склонах; по берегам речек. Обычно.

P. pratensis subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit. В тальниках; на лугах на приречных склонах; на обнаженных сырых суглинках. Обычно.

P. pratensis subsp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel. На сырых наилках р. Хеты. Редко.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. В осоковых болотах; на мелководьях низинных озер; по старым дорогам. Обычно.

Puccinellia sibirica Holmb. На лугах на склонах близ поселка; по сорным местам. Спорадично.

Festuca ovina L. На супесчаных холмиках над речками. Спорадично.

F. rubra L. subsp. *rubra*. На сухих суглинках у р. Хеты. Редко.

F. rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor. На приречных лужках вдоль опушки тальников. Редко.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub. На песках. Редко.

Elymus subfibrosus (Tzvel.) Tzvel. На лугах по опушкам кустарниковых зарослей на сухих возвышенных местах. Спорадично.

E. macrourus (Turcz.) Tzvel. На песках. Редко.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et May. Сырые заросли кустарников. Спорадично.

E. medium Anderss. На голых наилках; по краям болот в местах текучей воды. Спорадично.

E. russeolum Fries. На сильно обводненных осоковых болотах. Обычно.

E. polystachyon L. На различных болотах; на сырых дорогах. Обычно.

E. scheuchzeri Hoppe. На голых наилках. Обычно.

E. vaginatum L. В сырых ерниках и редколесьях. Обычно.

Carex aquatilis Wahlenb. Один из наиболее обычных и массовых видов в различных условиях обитания.

C. bigelowii Torr. ex. Schwein subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve. Сырые моховые ерники. Редко.

C. chordorrhiza Ehrh. В осоковых болотах. Обычно.

C. dioica L. В редколесьях, чаще по их опушкам. Обычно.

C. fuscicula V. Krecz. ex Egor. Голые пятна на безлесных возвышениях. Редко.

C. globularis L. В разреженных лиственничниках на возвышенных местах. Спорадично.

C. juncella (Fries) Th. Fries. На сырых наилках и у пойменных озер; на лугах на склонах к речкам. Спорадично.

C. lapponica O. Lang. На осоковых болотах. Спорадично.

C. sabynensis Less. В сухих ерниках; в редколесьях. Спорадично.

C. saxatilis L. На сырых наилках у р. Хеты; по болотинам на разных уровнях. Спорадично.

C. tripartita All. На окраинах низинных болот. Редко.

C. vaginata Tausch. На голых пятнах на безлесных участках возвышений. Редко.

Juncus bufonius L. На сырых дорогах. Редко.

J. biglumis L. На голых пятнах на возвышенных местах. Редко.

J. brachyspathus Maxim. На сырых наилках вдоль р. Хеты и речек. Спорадично.

J. castaneus Smith. На сырых дорогах и наилках вдоль Хеты и речек. Спорадично.

J. triglumis L. Вместе с предыдущим. Редко.

Luzula multiflora subsp. *frigida* (Buch.) V. Krecz. В сухомошных ерниках с редкой лиственницей. Редко.

L. nivalis Laest. У опушек редколесий в местах выплесков пльвуна; в редкостойных лесах. Редко.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. По опушкам ивняков у озер. Редко.

L. wahlenbergii Rupr. В осоковых и сфагновых болотах. Редко.

Allium schoenoprasum L. На обнаженных сырых суглинках на приречных склонах; на лугах на них же. Редко, но там, где есть, обильно.

Veratrum album L. subsp. *misae* (Širj.) Tzvel. На лугах на приречных склонах; у низинных озер. Спорадично.

Corallorhiza trifida Chatel. На моховом ковре среди разреженных кустарников близ низменных озер. Редко.

Salix boganidensis Trautv. На суглинистых приречных склонах. Обычно.

S. glauca L. В редколесьях; в ерниках; на различных болотах. Обычно.

S. fuscescens Anderss. На осоковых болотах. Редко.

S. jenisejensis (F. Schmidt) Flod. На склонах долин; на II террасе. Деревья до 5 м выс. Обычно.

S. hastata L. На приречных склонах; в ерниках; на песках. Обычно.

S. dasyclados Wimm. Эдификатор приречных тальников. Деревья до 6 м. Обычно.

S. lanata L. Повсеместно, хотя везде только как большая или меньшая примесь.

S. myrtilloides L. В осоковых болотах; на рьях и торфяных болотах на возвышенностях. Обычно.

S. phylicifolia L. В зарослях кустарников на приподнятых берегах озер и на возвышениях. Спорадично.

S. pulchra Cham. На различных болотах; в редколесьях. Обычно.

- S. polaris* Wahlenb. На голых пятнах на безлесных участках возвышений. Редко.
- S. reticulata* L. Вместе с предыдущим. Редко.
- S. viminalis* L. Местами замещает *S. dasyclados* в приречных тальниках; на склонах. Обычно.
- Alnus fruticosa* Rupr. В редколесьях; в кустарниковых зарослях; на склонах к речкам; на песках. Обычно.
- Betula nana* L. Образует ерники и является активным компонентом подлеска в редколесьях, на торфяных болотах и рямах. Обычно.
- Rumex arcticus* Trautv. Под кустами на приречных склонах; на лугах в ложбинах, где залеживается снег; на лугах вокруг поселка. Обычно.
- Polygonum aviculare* L. На антропогенных лугах у поселка; на сорных местах. Спорадично.
- P. persicaria* L. На сырых суглинках и лугах р. Хеты. Спорадично.
- P. viviparum* L. У опушек редколесий; в кустарниках и на лугах на приречных склонах. Обычно.
- Monolepis asiatica* Fisch. et Mey. На лужайках по окраине кустарниковых зарослей над высоким склоном к р. Хете. Редко.
- Stellaria crassifolia* Ehrh. На осоковых болотах; на сырых дорогах; по сорным местам. Спорадично.
- S. ciliatosepala* Trautv. На лужайках; в ерниках и редколесьях. Обычно.
- Cerastium alpinum* L. subsp. *jenisejense* (Hult.) Yu. Kozhev. На лужайках в вымоинах на склонах возвышений; на сырых наилках. Обычно.
- Sagina intermedia* Fenzl. На сырых наилках и дорогах. Редко.
- Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *verna*. На сухих суглинках на склонах; на песках. Редко.
- M. verna* subsp. *glacialis* (Fenzl) Kuv. На голых пятнах на безлесных участках возвышений. Редко.
- Silene repens* Patr. На песках. Редко.
- Melandrium affine* (J. Vahl ex Fries) J. Vahl. На лужайках на приречных склонах. Редко.
- Trollius asiaticus* L. На лужайках на приречных склонах; в разреженных тальниках. Спорадично.
- Delphinium cheilanthum* Fisch. ex DC. На лужайках и среди кустарников на высоком склоне к реке. Спорадично.
- Отношения этого вида и *D. middendorffii* Trautv. довольно туманны из-за не изученной в природе популяционной изменчивости. Естественно, что в более северных районах, так же как по мере поднятия в горы, растения *D. cheilanthum* становятся менее рослыми, по крайней мере на некоторых органах слабо развитое у рослых экземпляров опушение становится более развитым. Этого недостаточно, чтобы говорить о таксономическом уклонении или тем более о преобразовании.
- D. elatum* L. На лужайках на приречных склонах. Спорадично.
- Caltha palustris* L. На сырых суглинках; в осоковых болотах, по краям озер. Обычно.
- Anemone sylvestris* L. subsp. *ochotensis* (Fischer) Petrovsky. На песках. Редко.
- Ranunculus gmelinii* DC. В болотных лужах; в озерах; по сырым дорогам. Спорадично.
- R. lapponicus* L. В сырых моховых ерниках и редколесьях. Спорадично.
- R. propinquus* C. A. Mey. В сырых зарослях кустарников; на лужайках. Обычно.
- R. repens* L. В тальниках; на сырых наилках; на лужайках. Спорадично.
- Papaver angustifolium* Tolm. На лужайках среди кустов на склоне к Хете. Редко.
- Descurainia sophioides* (Fischer ex Hook.) O. Schulz. На сырых суглинках в ложбинах на высоком склоне к Хете; в поселке. Спорадично.
- Barbarea orthoceras* Ledeb. На голых суглинках на приречных склонах. Обычно.
- Cardamine macrophylla* Willd. На лужайках на высоких приречных склонах. Спорадично.
- C. pratensis* L. На осоковых болотах; на лужайках. Спорадично.

- Arabis alpina* L. На песках. Редко.
- A. petraea* (L.) Lam. subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. На сырых наилках р. Хеты. Редко.
- Некоторые экземпляры уклоняются к *A. lyrata* L. subsp. *kamtschatica* (Fisch.) Hult.
- Draba hirta* L. В разреженных ерниках; на сухих лужайках. Редко.
- Saxifraga foliolosa* R. Вг. На сфагновых коврах по берегам озер и на болотах. Редко.
- S. cernua* L. На осоковых болотах. Спорадично.
- S. hieracifolia* Waldst. et Kit. В сырых зарослях кустарников. Редко.
- S. nivaliana* D. Don. В редколесьях и кустарниках на влажных местах. Спорадично.
- Chrysosplenium alternifolium* L. По сырым дорогам; на опушках зарослей кустарников. Редко.
- Parnassia palustris* L. На лужайках на высоких приречных склонах; по кромкам песков. Спорадично.
- Ribes rubrum* L. По краям приречных кустарников; на склонах к речкам. Спорадично.
- Rubus arcticus* L. В редколесьях и кустарниках у озер. Спорадично.
- R. chamaemorus* L. На моховых болотах; на рьях; в низинных редколесьях. Обычно.
- Comarum palustre* L. На сфагновых берегах озер; в осоковых болотах. Обычно.
- Potentilla stipularis* L. На лужайках; на песках. Редко.
- Dryas grandis* Juz. На песках. Редко.
- Sanguisorba officinalis* L. В разреженных кустарниках; на лужайках на приречных склонах. Спорадично.
- Rosa acicularis* Lindl. В лишайниковых редколесьях; на песках. Спорадично.
- Astragalus alpinus* L. s. str. На лужайках по опушкам приречных кустарников; на песках. Спорадично.
- A. frigidus* (L.) A. Gray. Под кустами на песках. Редко.
- A. schelichovii* Turcz. На песках. Редко.
- Hedysarum dasycarpum* Turcz. На песках. Редко.
- H. hedysaroides* (L.) L. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) Ball. На лужайках на приречных склонах; по опушкам тальников. Обычно.
- Vicia cracca* L. На лужках; на песках. Спорадично.
- Callitriche palustris* L. На сырых наилках. Спорадично.
- Empetrum nigrum* L. В разреженных лиственничниках; на безлесных участках на возвышенностях. Спорадично.
- Hippuris vulgaris* L. В озерах и некоторых низинных озерах. Спорадично.
- Angelica decurrens* Ledeb. В кустарниках и на лужайках на склонах к р. Хете и речкам. Спорадично.
- Pachypleurum alpinum* Ledeb. На песках. Редко.
- Chamaerion angustifolium* (L.) Holub. На лужайках на приречных склонах. Спорадично.
- Epilobium davuricum* Fisch. На осоковых болотах; на сырых дорогах. Редко.
- Pyrola rotundifolia* L. subsp. *incarnata* (Fisch.) Kryl. На лужайках по окраине кустарниковых зарослей. Редко.
- Orthilia secunda* (L.) House subsp. *obtusata* (Turcz.) Böcher. В редколесьях. Редко.
- Ledum palustre* L. На моховых болотах; на рьях; в редколесьях; в кустарниковых зарослях на возвышенностях. Обычно.
- Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. На осоковых болотах. Редко.
- Andromeda polifolia* L. На моховых болотах. Редко.
- Vaccinium vitis-idaea* L. В редколесьях; в сухих ерниках. Обычно.
- V. uliginosum* L. В редколесьях; на моховых болотах; в заболоченных ерниках. Обычно.

Arctous alpina (L.) Niedz. В кустарничково-лишайниковых разреженных лиственничниках на высоких местах. Редко.

A. erythrocarpa Small. На голых пятнах на безлесных участках возвышений. Редко.
Oxycoccus microcarpus Turcz. На моховых болотах; в сырых редколесьях. Спорадично.

Androsace septentrionalis L. На песках. Редко.

Armeria maritima (Mill.) Willd. На супесчаных холмах у р. Летовье. Редко.

Gentiana acuta Michaux. На лужайках над склоном к р. Хете. Редко.

Menyanthes trifoliata L. На мелководьях низинных озер; в обводненных болотах. Спорадично.

Polemonium acutiflorum Willd. В разреженных кустарниках; на влажных дорогах. Спорадично.

Myosotis caespitosa K. F. Schultz. На сырых наилках; на приречных опушках тальников. Обычно.

M. palustris (L.) L. На сырых лужайках на приречных откосах; в приозерных болотах с кустами. Спорадично.

Veronica longifolia L. В сырых зарослях кустарников; на лужайках на приречных склонах. Обычно.

Castilleja pallida Spreng. subsp. *hyparctica* (Rebr.) A. et D. Löve. На песках. Редко.

Pedicularis lapponica L. В сырых ерниках и редколесьях. Спорадично.

P. sceptrum-carolinum L. В редколесьях и ерниках на влажных местах. Спорадично.

P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult. На осоковых болотах. Редко.

P. parviflora Y. R. Sm. subsp. *pennellii* (Hult.) Hult. На низинных обводненных болотах. Редко.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. На песках. Редко.

Pinguicula villosa L. По краям низинных болот. Редко.

Galium boreale L. В разреженных кустарниках; на лужайках; по приречным опушкам. Обычно.

G. uliginosum L. По сырым опушкам кустарниковых зарослей. Спорадично.

Linnaea borealis L. В травяных и моховых редколесьях на возвышениях. Редко.

Valeriana capitata Pall. На лужайках на приречных склонах. Спорадично.

Campanula rotundifolia L. subsp. *langsдорffiana* (Fisch.) Vodop. На лужайках на приречных склонах; на песках. Спорадично.

Aster sibiricus L. На лужайках в ложбинах приречных склонов; на песках. Спорадично.

Erigeron polytus Fries. На лужайках на высоком склоне к р. Хете. Редко.

E. eriocalyx (Ledeb.) Vierh. На лужайках на высоком склоне к Хете. Редко.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. На сухих лугах на приречных склонах. Обычно.

Achillea millefolium L. На лугах на приречных склонах; на песках. Спорадично.

Ptarmica impatiens (L.) DC. На песках. Редко.

Artemisia dracunculus L. На лужайках на высоком склоне к р. Хете. Спорадично.

Senecio congestus (R. Br.) DC. По сырым дорогам; на сорных местах. Спорадично.

Petasites frigidus (L.) Fries. В редколесьях на болотинах; в тальниках. Спорадично.

Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed. На лужайках на высоком склоне к р. Хете; на сорных местах. Обычно.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. На залуговельных болотах в зоне поселка; на лугах на высоком склоне к р. Хете. Спорадично.

T. longicorne Dahlst. На песках. Редко.

Таким образом, флора окр. пос. Волочанка содержит 172 вида. Она может считаться бедной. Однако именно бедность этой флоры является показателем того, что данная равнинная территория относится к окраине бореальной области. Такой вывод вытекает из сопоставления района пос. Волочанки с другими окраинными

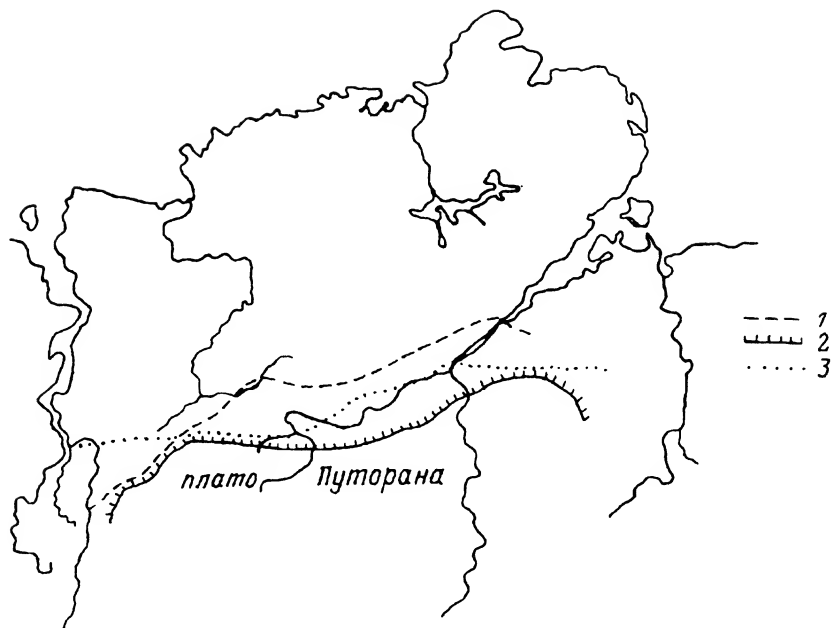


Рис. 2. Флористические границы на Таймыре.

1 — граница между северной тайгой и лесотундрой (наши данные), 2 — граница плато Путорана, 3 — граница между тайгой и южными тундрами по «Атласу Арктики» (1985).

территориями бореальной области. Например, флора района пос. Марково в Анадырском крае включает 176 видов (Кожевников, 1978). При этом некоторые виды найдены на горах хр. Русского, т. е., строго говоря, не относятся к флоре равнины, в середине которой находится пос. Марково. Весьма бедные флоры (160—180 видов) выявлены и на окраине бореальной области в европейском Приуралье (Кожевников, 1988).

Бедность равнинных северобореальных флор в значительной мере обусловлена экологически. На равнинах вдоль северной окраины таежной зоны развиваются различные болота и кустарниковые заросли, что существенно снижает экологическое разнообразие ландшафта. Флористически бедная растительность олиготрофного ряда заполняет собой практически все пространства от края надпойменных террас до водоразделов. Показателем такого рода ландшафтов является отсутствие минеральных берегов многочисленных озер, которые всегда торфяные. Разнообразие экотопов нивелируется мощными моховыми покровами, развивающимися повсеместно. Все это является факторами обеднения флоры, так как многие виды не способны обитать в ландшафтах, где отсутствуют необходимые для них условия на достаточно обширной площади.

С общей бедностью северобореальных равнинных флор связан и тот факт, что многие виды распространены спорадично или очень редки, хотя растительный покров в целом является равновесным, т. е. определенная растительность или сочетания растительности связаны с определенными элементами ландшафта весьма постоянно.

В окр. пос. Волочанка немало видов, встречающихся в 1—2 местах, хотя в месте обитания очень обильных (*Linnaea borealis*, *Carex globularis*, *Draba hirta*, *Gentiana acuta*, *Monolepis asiatica* и др.). Часто это связано со спецификой экотопа, имеющего значительную площадь. Таковы песчаное возвышение в 3 км от поселка близ р. Хеты, а также открытый участок с голыми пятнами пльвуна на возвышенной гряде близ реки Летовье. Только на этих участках найдено около 25 видов (см. выше). В то же время редкость других видов нельзя объяснить уникальностью экотопов, которые

широко представлены. Это касается *Allium schoenoprasum*, *Corallorhiza trifida*, *Luzula parviflora* и др.

Более 60 % флоры представляют виды, распространенные как севернее, так и южнее рассматриваемого района, точнее говоря, как в тундровой зоне, так и в северной тайге. Около 15 % видов имеют преимущественно тундровое распространение, а южнее р. Хеты обычны в высокогорьях плато Путорана. Остальные 25 % видов практически не выходят за пределы лесной зоны. Для некоторых из них район Волочанки является пока самым северным местонахождением (*Artemisia dracunculus*, *Delphinium elatum*, *Parmica impatiens*, *Dryas grandis*, *Salix viminalis* и др.). Приведенные цифры показывают, что как в ботанико-географическом, так и во флористическом отношении район Волочанки относится к бореальной области, а не к арктической. Вместе с тем многие ожидаемые бореальные виды здесь отсутствуют. Одной из причин, очевидно, является повсеместное развитие болотной дернины и моховых ковров, очень маленькие участки обнаженного субстрата (исключая, конечно, речные берега, «перепахиваемые» паводками) и сухих лугов. Однако отсутствуют и такие виды, которые способны произрастать на олиготрофном органогенном субстрате, например *Trientalis europaea* L., *Lycopodium annotinum* L. и др., встречающиеся в лесном поясе плато Путорана.

В широтном направлении флора района Волочанки является более восточной, чем западной, хотя лишь несколько видов, распространенных с востока вплоть до Енисея, позволяют оценить ее таким образом. Можно противопоставить этому соседнее плато Путорана, восточная часть которого существенно отличается от западной его части.

Установление характера растительного покрова района Волочанки, аэровизуальные наблюдения и использование литературных данных позволяют более точно провести границу между северной тайгой и лесотундрой на юге Таймыра (рис. 2). Таким образом, плато Путорана в современной обстановке нигде не контактирует с тундровой зоной, а с лесотундрой соприкасается только на северо-западе. Только здесь возможны современные миграции из зоны тундр в высокогорья Путорана.

Эта работа выполнена благодаря бескорыстной помощи председателя Земельного комитета Таймырского национального округа В. М. Мельниченко, а также геодезистов из г. Ачинска во главе с В. И. Цоем. Всем им автор сердечно благодарен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Арктики. М., 1985. 204 с.
Дедов А. А. Материалы к характеристике кормовой площади Таймырского округа // Советское оленеводство. 1933. Вып. 2. С. 7—46.
Кожевников Ю. П. Растительность и флора окрестностей пос. Марково (бассейн реки Анадырь) // Флора и растительность Чукотки. Владивосток, 1978. С. 30—52.
Кожевников Ю. П. Зональные изменения растительного покрова на севере Европейского Приуралья // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 233—244.
Толина Л. Н. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела // Тр. Арктич. ин-та. 1937. Т. 63. С. 83—180.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.
Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 V 1995

SUMMARY

There is a strip of northern taiga about 50 km in width situated northward of Putorana Plateau and along the southern edge of the North Siberian lowland. This taiga is composed of larch (*Larix gmelinii*) true and open forests. The large area is covered by the dry tree-less peat-bogs with very

thick (up to 50 cm) peat layer. In the lowermost depressions situated mainly along the rivers, the tree-like willows (up to 5 m in height) form the thickets. Bushes (willows, alder) cover the slopes. Fig. 1 shows vegetational cover around Volochanka settlement. This region is typical of northern taiga of southern Taimyr. Flora of the region is poor, composed of only 172 species many of which are rare. Most of the species (60 %) are found northwards and southwards of the region. All dominants of the vegetation are boreal species. On the whole boreal species comprise 25 % of the local flora and only 15 % belong to the tundra species. The flora is more eastern than western. Fig. 2 defines more exactly (interrupted line) the border between Arctic and tundra (including strip of the open forests) as compared with the border presented in the «Atlas of the Arctic» (1985) (pointed line).

УДК 581.9(470.13)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© Т. В. Новаковская

ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ ХАРЬЯГИНСКА (НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)

T. V. NOVAKOVSKAYA. FLORA OF THE KHARYAGINSK ENVIRONS (NENETS AUTONOMIC DISTRICT)

Сообщается о конкретной флоре окрестностей пос. Харьягинска (подзона лесотундры Северо-Востока европейской части России). Северобореальная флора содержит 272 вида сосудистых растений из 135 родов и 47 семейств. Бореальные виды доминируют по числу и по ценотической активности во всех фитоценозах кроме тундровых.

Полевые исследования проводили в 1991—1994 гг. в промышленной зоне вахтового поселка нефтяников Харьягинска, расположенного в устье р. Харьяга, притока р. Колва (67° 09' с. ш., 56° 21' в. д.), в составе ботанического отряда Сыктывкарского государственного университета под руководством Н. П. Акульшиной по разделу ботанического мониторинга. В сборах и определении растений принимали участие Г. С. Шушпанникова и студенты-ботаники.

Район исследования расположен в полосе лесотундры Европейско-Западносибирской тундровой провинции (Геоботаническое..., 1989). Территория характеризуется избыточно влажным климатом с холодным летом и умеренно холодной зимой. Средняя температура самого холодного месяца (январь) составляет -18°C , а самого теплого (июль) — $+12^{\circ}\text{C}$. Период активной вегетации — 80—90 сут. За год выпадает 450—500 мм осадков (Алпатыев и др., 1973).

Для района характерны мохово-кустарничковые ельники (*Picea obovata*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*) и березово-еловые редколесья (*Picea obovata*, *Betula tortuosa*) с подлеском из *Betula nana* и кустарничковых ив, пойменные ивняки (*Salix viminalis*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*) и луга (*Bromopsis inermis*, *Phleum pratense*, *Angelica sylvestris*), а также ерничково-кустарничковая мохово-лишайниковая тундра (*Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Empetrum hermaphroditum*) в чередовании с плоскобугристыми болотами (ерничково-багульниково-мохово-лишайниковые сообщества на буграх и осоково-пушицево-сфагновые сообщества в мочажинах).

На обследованной территории выявлено 272 вида сосудистых растений из 135 родов и 47 семейств. Уровень видового богатства флоры достаточно высок, поскольку для европейского Северо-Востока характерна относительная бедность конкретных флор (КФ), что связано с палеогеографией территории: неоднократное затопление водами Ледовитого бассейна в позднечетвертичный период и вытеснение арктических видов при продвижении лесов на север в эпоху голоценового термического оптимума. Соответственно число видов в конкретных флорах Большеземельской тундры колеблется от 208 (Морею) до 283 (Воркута), в лесотундре число видов еще

ТАБЛИЦА 1
Систематический состав флоры

Группы	Харьягинск		Восток Большеземельской тундры	
	число видов	%	число видов	%
Споровые сосудистые	14	5.1	18	3.8
Голосеменные	3	1.1	2	0.4
Покрытосеменные	255	93.8	455	95.8
В том числе:				
однодольные	77	28.3	140	29.5
двудольные	178	65.5	315	66.3
Всего	272	100	474	100

меньше (КФ Лек-Воркуты включает в себя 206 видов, Сивой Маски — 224) (Ребристая, 1977). В таежных флорах видовое богатство резко возрастает (от 400 и больше).

Систематический состав флоры Харьягинска по группам в сравнении с флорой востока Большеземельской тундры представлен в табл. 1. Во флоре преобладают цветковые растения (93.8 %), преимущественно двудольные (65.5 %), однодольных меньше почти вдвое (28.3 %). Участие наиболее древней группы папоротникообразных, включая хвощи и плауны, относительно невелико (5.1 %), собственно папоротники представлены лишь *Dryopteris carthusiana*. Хвойных всего 3 вида — *Picea obovata*, *Juniperus communis*, *J. sibirica*.

По видовому богатству первые 3 места занимают семейства *Poaceae* (35 видов), *Asteraceae* (31) и *Cyperaceae* (26), что характерно для северобореальной флоры. В 10 наиболее богатых видами (от 35 до 8) семейств (табл. 2) объединено 62.5 % всего видового состава. Порядок расположения и относительно низкий процент 10 ведущих семейств также является характерной чертой бореальной флоры. Однако почти половина семейств (47.8 %) представлена лишь 1—2 видами, а это показатель северной арктической флоры.

Семейства, ведущие по числу родов (табл. 3), частично совпадают с семействами,

ТАБЛИЦА 2
Ведущие по числу видов семейства

№ п/п	Семейства	Виды	
		число	% от всех видов флоры
1	<i>Poaceae</i>	35	12.9
2	<i>Asteraceae</i>	31	11.4
3	<i>Cyperaceae</i>	26	9.6
4	<i>Caryophyllaceae</i>	14	5.1
5	<i>Salicaceae</i>	13	4.8
6	<i>Ranunculaceae</i>	13	4.8
7	<i>Juncaceae</i>	11	4.0
8	<i>Rosaceae</i>	10	3.7
9	<i>Polygonaceae</i>	9	3.3
10	<i>Fabaceae</i>	8	2.9
Всего		170	62.5

ТАБЛИЦА 3

Ведущие по числу родов семейства

Семейства	Число родов	% от общего числа родов	Место
<i>Poaceae</i>	18	13.3	1
<i>Asteraceae</i>	17	12.6	2
<i>Rosaceae</i>	9	6.7	3
<i>Ranunculaceae</i>	6	4.4	4
<i>Caryophyllaceae</i>	5	3.7	5—9
<i>Brassicaceae</i>	5	3.7	5—9
<i>Fabaceae</i>	5	3.7	5—9
<i>Apiaceae</i>	5	3.7	5—9
<i>Ericaceae</i>	5	3.7	5—9
<i>Scrophulariaceae</i>	4	3.0	10
Всего	79	58.5	

наиболее богатыми видами. В 10 ведущих по числу родов семейств входят также крестоцветные, зонтичные, вересковые, норичниковые.

Наиболее богат видами род *Carex* (20 видов) (табл. 4). Большинство видов осок широко распространены в районе и обычны среди болотной, тундровой, прибрежно-водной и редколесной растительности (*Carex acuta*, *C. limosa*, *C. aquatilis*, *C. caespitosa*). Встречаются и более редкие виды: *Carex arctisibirica*, находящийся на южной границе ареала, *C. bicolor* с дизъюнктивным распространением и др. Второе место занимает род *Salix* (12 видов). Ивы участвуют в образовании подлеска и в сложении очень обычных в районе пойменных и тундровых ивняков (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*). Род *Poa* представлен широко распространенными бореальными видами (*Poa palustris*, *P. pratensis*), а также группой арктических и арктоальпийских видов (*P. alpina*, *P. arctica*, *P. alpigena*). Спектр крупных родов соответствует северобореальному характеру флоры, но обилие родов с 1—2 видами свидетельствует о приближении флоры к арктической (Толмачев, 1974; Ребристая, 1977). Таким образом, анализируемая флора, имея черты то бореальные, то арктические, проявляет переходный северобореальный характер с заметно миграционными чертами, свойственный лесотундровой зоне.

Для выявления особенностей флоры Харьягинска проведено ее сравнение с

ТАБЛИЦА 4

Ведущие по числу видов роды

Роды	Число видов	% от общего числа видов	Место
<i>Carex</i>	20	7.4	1
<i>Salix</i>	12	4.4	2
<i>Poa</i>	7	2.6	3—5
<i>Equisetum</i>	7	2.6	3—5
<i>Stellaria</i>	7	2.6	3—5
<i>Rumex</i>	6	2.2	6—8
<i>Luzula</i>	6	2.2	6—8
<i>Ranunculus</i>	6	2.2	6—8
<i>Galium</i>	5	1.8	9—10
<i>Eriophorum</i>	5	1.8	9—10
Всего	81	29.8	

ТАБЛИЦА 5

Соотношение широтных и долготных географических групп

\ Фракции	Группы	Виды	
		число	%
Широтные			
Арктическая	Арктическая	21	7.7
	Арктоальпийская	25	9.2
Гипоарктическая	Гипоарктическая	46	16.9
	Гипоарктоальпийская	6	2.2
Бореальная	Бореально-гипоарктическая	1	0.4
	Бореальная	154	56.6
Неморальная	Неморально-бореальная	2	0.8
	Неморальная	1	0.4
Лесостепная	Лесостепная	2	0.8
	Плоризональная	14	5.1
Долготные			
Циркуммеридиональная	Циркумполярная	54	19.9
	Циркумбореальная	67	24.6
Евразийская	Евразийская	112	41.2
Европейская и американская	Европейская	17	6.3
	Европейско-американская	1	0.4
Азиатская	Амфиатлантическая	4	1.5
	Азиатская	8	2.9
	Азиатско-американская	3	1.1
	Почти космополитная	6	2.2

Примечание. При отнесении видов к широтным и долготным группам использованы в основном данные «Флоры Северо-Востока европейской части СССР» (1974—1977).

наиболее близко расположенной изученной КФ Возея (Акульшина, Шушпанникова, 1989). Коэффициент общности семейств (по Жаккару) равен 82.1 %. В порядке расположения ведущих семейств у КФ Возея ярче выступают бореальные черты, например *Rosaceae* занимает 4-е место против 8-го во флоре Харьгинска. Общими для флор оказались 130 родов, коэффициент общности которых составляет 74.7 %. Коэффициент общности видов — 71.5 %.

Закономерности структуры и динамики флоры проявляются в отношении слагающих ее географических элементов, объединенных в широтные и долготные группы и более крупные фракции (Толмачев, 1974) (табл. 5). Во флоре Харьгинска преобладают бореальные виды (56.6 % от общего числа видов): хвощи — *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*; злаки — *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*; разнотравье — *Ranunculus repens*, *Thalictrum minus* и др., в том числе группа бореальных видов (5.1 %), имеющих в этом районе северные пределы своего ареала (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense* и др.). Гипоарктические виды значительно уступают по численности (16.6 %), но при этом обладают активной позицией в сложении растительности (*Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*), как и небольшая (2.2 %) группа гипоарктоальпийских видов (*Lerhenfeldia flexuosa*, *Luzula parviflora*, *Salix hastata*, *S. glauca*). Активны в растительности арктические (7.7 % — *Alopecurus alpinus*, *Carex bicolor*, *C. arctisibirica* и др.) и арктоальпийские (9.2 % — *Poa alpina*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Potentilla crantzii*) виды. Некоторые арктические и гипоарктические виды выходят здесь к южной границе своих ареалов (9.2 %): *Poa alpigena*, *Juncus arcticus*, *Bartsia alpina* и др. Растения более южных зон редки и представлены обычно одним-двумя видами, такими как неморальный *Stellaria holostea*, неморально-бореальный *Milium effusum*,

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов растений по экобиоморфам

Экобиоморфы	Виды	
	число	%
Деревянистые	41	15.1
Деревья	8	2.9
Кустарники	21	7.7
Полукустарники	1	0.4
Кустарнички	11	4.1
Многолетние травы	216	79.4
Стержнекорневые	26	9.6
Кистекорневые	5	1.8
Корневые	132	48.5
Корнеотпрысковые	3	1.1
Рыхлодерновинные	28	10.3
Плотнoderновинные	9	3.3
Клубневые	1	0.4
Луковичные	1	0.4
Наземно-ползучие	6	2.2
Столonoобразующие	4	1.5
С придаточными корнями на стебле	1	0.4
Одно-двулетние травы	15	5.5
Стержнекорневые	10	3.7
Мочковатокорневые	4	1.5
Гаусториальные полупаразиты	1	0.4

лесостепные *Petasites spurius*, *Cirsium setosum*. Для оценки современной динамики представляет интерес состав и высокая активность в растительности плюризональных видов (5.1 %), в числе которых *Chenopodium album*, *Equisetum palustre*, *Capsella bursa-pastoris*.

По долготному распространению преобладают виды: евразийские (41.2 % — *Stellaria palustris*, *S. graminea*, *Poa pratensis*, *Barbarea stricta*) и циркуммеридиональные (44.5 %), в число которых входят циркумбореальные (24.6 % — *Erysimum cheiranthoides*, *Rorippa palustris*, *Caltha palustris*) и более северные циркумполярные (19.9 % — *Polygonum viviparum*, *Empetrum nigrum*, *Cerastium jenisejense*). Менее представительны европейские (6.3 % — *Valeriana wolgensis*, *Viola epipsila*, *Anthriscus sylvestris*) и азиатские виды (3 % — *Pedicularis compacta*, *Stellaria bungeana*, *Rumex aquatilis*). Единичны афзиатлантические и азиатско-американские виды. Почти космополитные антропохорные и сорные виды, пионерно заселяющие обнаженные субстраты, немногочисленны (2.2 % — *Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album*).

Важным показателем КФ является ее биоморфологический состав (Серебряков, 1962) (табл. 6).

Во флоре преобладают травы (231 вид или 84.9 %), в большинстве поликарпики (216 видов; 79.4 %), в основном корневищные (48.5 %) и рыхлодерновинные (10.3 %). Одно- и двулетники (5.5 %) представлены сорными и рудеральными, чаще заносными видами (*Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare*, *Erysimum hieracifolium*). Отмечено 1 полупаразитное растение с гаусторией — *Euphrasia frigida*. В подлеске преобладают кустарники (7.7 %), особенно много видов ивы (4.4 %, в том числе *Salix lanata*, *S. phylicifolia*). В травяно-кустарничковом ярусе лесных, болотных, тундровых сообществ повсеместны приземистые кустарнички (3.7 % — *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*). Деревья

ТАБЛИЦА 7

Распределение видов растений по экологическим группам

Ряды	Экологические группы	Виды	
		число	%
Мезофильный	Мезофиты	111	40.8
	Психромезофиты	34	12.5
	Ксеромезофиты	6	2.2
	Гигромезофиты	33	12.1
Гигрофильный	Гигрофиты	65	23.9
	Психрогигрофиты	9	3.3
	Мезогигрофиты	9	3.3
	Гидрогигрофиты	2	0.7
Гидрофильный	Гидрофиты	2	0.7
	Гидрогидрофиты	1	0.4

(2.9 % — *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Betula tortuosa*, *B. pubescens*, *Salix caprea*, *S. pyrolifolia*) участвуют в сложении лесных и редколесных сообществ.

По группам биологического спектра Раункьера более половины всех видов (150 видов; 55.1 %) составляют гемикриптофиты (*Ranunculus monophyllus*, *Caltha palustris*, *Hieracium alpinum* и др.), а далее следуют криптофиты (52 вида; 19.1 %) (*Adoxa moschatellina*, *Polygonum viviparum*, *Petasites spurius*). Третья по численности, но играющая важную роль в сложении растительного покрова, группа фанерофитов (28 видов; 10.3 %); среди них 3 вечнозеленых вида и 25 листопадных (9.2 %). Такое соотношение характерно для таежной зоны, и это естественно, так как исследуемая флора богата бореальными видами, сосредоточенными в основном в лесных и луговых сообществах.

По отношению к увлажнению (табл. 7) преобладают виды мезофильного ряда (67.6 %), но в заметной мере с чертами психрофитизации (*Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Rumex acetosa*, *Vicia cracca* и др.). Высокая обводненность территории способствует хорошему развитию гигрофильных растений, включая и гелофиты (хвощи, полупогруженные осоки), составляющие 31.3 % всей флоры. Гидро- и гигрофиты, характерные для водоемов (*Equisetum fluviatile*, *Hippuris vulgaris*, *Callitriche hermaphroditica*), немногочисленны (1.1 %).

В окр. Харьгаинска выделено 5 основных типов фитоценозов: лесной, луговой, болотный, водный и сорный, а также промежуточные фитоценоотипы (табл. 8). Во флоре преобладают луговые растения (122 вида; 44.9 %), в том числе опушечные и пойменные. Лесные виды — вторая по численности фитоценоотическая группа (61 вид; 22.5 %), что характерно для бореальной флоры в связи с преобладанием в

ТАБЛИЦА 8

Распределение видов растений по фитоценотипам

Фитоценоотипы	Виды		Фитоценоотипы	Виды	
	число	%		число	%
Лесной	51	18.8	Болотный	38	14.0
Лугово-лесной	10	3.7	Прибрежно-водный	3	1.1
Лесо-луговой	4	1.5	Водный	2	0.7
Луговой	118	43.4	Тундровый	16	5.9
Лугово-болотный	12	4.4	Антропохорный	14	5.1
Лесо-болотный	6	2.2	Открытых группировок	5	1.8
Водно-болотный	1	0.4			

растительности лесов и редколесий. Растения болот (57 видов; 21.2 %) имеют много общих видов с тундровой растительностью (5.9 %); водная и прибрежно-водная растительность представлена во флоре слабо (1.8 %). В составе флоры заметна доля сорных видов (5.2 %), выделены ценопиты открытых группировок, к которым относятся растения песчаных пляжей, отмелей, участков с нарушенной растительностью, насыпей вдоль автодорог. На сухих местах обильны *Equisetum arvense*, *Matricaria hookeri*; на влажных — *Senecio congestus*. На нарушенные субстраты активно внедряются синантропные виды (Акульщина, Новаковская, 1994).

Таким образом, КФ Харьягинска довольно богата, относится к северобореальным флорам, что соответствует ее положению в зоне лесотундры. Именно бореальные виды доминируют во всех, кроме тундровых, фитоценозах как по числу видов, так и по своей ценотической активности, а гипоарктические и арктические виды играют подчиненную роль. По числу видов во флоре преобладают травянистые поликарпики, преимущественно корневищные, при высокой роли кустарников и кустарничков.

Список видов сосудистых растений¹

Aspidiaceae Mett. ex Frank: *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

Equisetaceae Rich. ex DC.: *Equisetum arvense* L., *E. boreale* Bong., *E. fluviatile* L., *E. pratense* L., *E. palustre* L., *E. scirpoides* Michx., *E. sylvaticum* L.

Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb.: *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L., *L. dubium* Ziega, *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub.

Huperziaceae Rothm.: *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart. subsp. *selago* var. *lahum* Desv.

Selaginellaceae Willk.: *Selaginella selaginoides* (L.) Link.

Pinaceae Lindl.: *Picea obovata* Ledeb.

Cupressaceae Bartl.: *Juniperus communis* L., *J. sibirica* Burgsd.

Juncaginaceae Rich.: *Triglochin palustre* L.

Poaceae Barnhart: *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel., *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *B. pumpelliana* (Scribn.) Holub, *Trisetum sibiricum* Rupr., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Milium effusum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. lapponica* (Wahlenb.) G. Hartm., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *C. purpurea* (Trin.) Trin., *Agrostis tenuis* Sibth., *A. stolonifera* L., *A. gigantea* Roth, *Hierochloë odorata* (L.) Beauv., *Anthoxanthum odoratum* L., *Phalaroides arundinaceae* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *A. alpinus* Smith, *A. pratensis* L., *Festuca ovina* L., *F. rubra* L., *F. pratensis* Huds., *Poa nemoralis* L., *P. palustris* L., *P. tanfiljewii* Roshev., *P. arctica* R. Br., *P. alpigena* (Blytt) Lindm., *P. alpina* L., *P. pratensis* L., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski.

Cyperaceae Juss.: *Eriophorum medium* Anderss., *E. vaginatum* L., *E. polystachion* L., *E. russeolum* Fries, *E. scheuchzeri* Hoppe, *Baeotryon cespitosum* (L.) A. Dietr., *Carex acuta* L., *C. aquatilis* Wahlenb., *C. cespitosa* L., *C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *C. bicolor* All., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. capillaris* L., *C. cinerea* Poll., *C. globularis* L., *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. lapponica* O. Lang, *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. paupercula* Michx., *C. redowskiana* C. A. Mey., *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith, *C. rostrata* Stokes, *C. rotundata* Wahlenb., *C. vesicaria* L.

Juncaceae Juss.: *Juncus arcticus* Willd., *J. biglumis* L., *J. castaneus* Smith, *J. filiformis* L., *J. nodulosus* Wahlenb., *Luzula confusa* Lindeb., *L. frigida* (Buchenau) Sam., *L. multiflora* (Retz.) Lej., *L. parviflora* (Ehrh.) Desv., *L. nivalis* (Laest.) Spreng., *L. wahlenbergii* Rupr.

Liliaceae Juss.: *Veratrum lobelianum* Bernh.

Alliaceae J. Agardh: *Allium schoenoprasum* L.

¹ Названия видов даны согласно сводке С. К. Черепанова (1981).

Orchidaceae Juss.: *Listera cordata* (L.) R. Br., *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.
Salicaceae Mirb.: *Populus tremula* L., *Salix glauca* L., *S. dasyclados* Wimm.,
S. hastata L., *S. jenisseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder., *S. caprea* L., *S. lapponum* L.,
S. lanata L., *S. myrtilloides* L., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. phylicifolia* L., *S. reticulata* L.,
S. viminalis L.

Betulaceae S. F. Gray: *Betula nana* L., *B. pubescens* Ehrh., *B. tortuosa* Ledeb.,
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar.

Polygonaceae Juss.: *Rumex acetosa* L., *R. acetosella* L., *R. aquaticus* L., *R. crispus* L.,
R. pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb., *R. thyrsiflorus* Fingerh., *Polygonum*
aviculare L., *P. bistorta* L., *P. viviparum* L.

Chenopodiaceae Vent.: *Chenopodium album* L.

Caryophyllaceae Juss.: *Stellaria bungeana* Fenzl, *S. crassifolia* Ehrh., *S. graminea* L.,
S. hebecalyx Fenzl, *S. holostea* L., *S. peduncularis* Bunge, *S. palustris* Retz.,
Cerastium arvense L., *C. jenisejense* Hult., *C. holosteoides* Fries, *Sagina procumbens* L.,
S. saginoides (L.) Karst., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Gastrolychnis angustiflora*
Rupr.

Ranunculaceae Juss.: *Caltha palustris* L., *Trollius europaeus* L., *Delphinium*
elatum L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Ranunculus borealis* Trautv., *R. glabrisculus*
Rupr., *R. gmelinii* DC., *R. lapponicus* L., *R. monophyllus* Ovcz., *R. repens* L., *Thalictrum*
flavum L., *T. minus* L., *T. simplex* L.

Brassicaceae Burnett: *Erysimum hieracifolium* L., *E. cheiranthoides* L., *Barbarea*
stricta Anderz., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Cardamine pratensis* L., *Capsella bursa-*
pastoris (L.) Medik., *Draba lactea* Adam.

Saxifragaceae Juss.: *Chrysosplenium alternifolium* L.

Parnassiaceae S. F. Gray: *Parnassia palustris* L.

Grossulariaceae DC.: *Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark., *R. rubrum* L.

Rosaceae Juss.: *Spiraea media* Franz Schmidt, *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus*
L., *Comarum palustre* L., *Geum rivale* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Alchemilla*
murbeckiana Bus., *Sanguisorba officinalis* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Potentilla crantzii*
(Crantz) C. Beck. ex Fritsch.

Fabaceae Lindl.: *Trifolium pratense* L., *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray, *A. sub-*
polaris Boriss. et Schischk., *A. norvegicus* Web., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Vicia*
cracca L., *V. sepium* L., *Lathyrus pratensis* L.

Geraniaceae Juss.: *Geranium albiflorum* Ledeb., *G. sylvaticum* L.

Callitrichaceae Link: *Callitriche hermaphroditica* L.

Empetraceae S. F. Gray: *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *E. nigrum* L.

Hypericaceae Juss.: *Hypericum tetrapterum* Fries.

Violaceae Batsch: *Viola biflora* L., *V. epipsila* Ledeb.

Onagraceae Juss.: *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem., *E. palustre* L.,
E. hornemannii Reichend., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub.

Hippuridaceae Link: *Hippuris vulgaris* L.

Apiaceae Lindl.: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Pleurospermum uralense*
Hoffm., *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Angelica archangelica* L., *A. sylvestris* L.,
Heracleum sibiricum L.

Cornaceae Dumort.: *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.

Pyrolaceae Dumort.: *Pyrola grandiflora* Radius, *P. minor* L., *P. rotundifolia* L.,
Moneses uniflora (L.) A. Gray, *Orthilia secunda* (L.) House.

Ericaceae Juss.: *Ledum palustre* L., *L. decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Andro-*
meda polifolia L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.)
Spreng., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L.,
V. vitis-idaea L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *O. palustris* Pers.

Primulaceae Vent.: *Primula stricta* Hornem., *Cortusa matthioli* L., *Trientalis*
europaea L.

Menyanthaceae Dumort.: *Menyanthes trifoliata* L.

Polemoniaceae Juss.: *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.

Boraginaceae Juss.: *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz, *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg., *M. palustris* (L.) L., *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.
Lamiaceae Lindl.: *Lamium album* L., *Mentha arvensis* L.
Scrophulariaceae Juss.: *Veronica longifolia* L., *Euphrasia frigida* Pugsl., *Bartsia alpina* L., *Pedicularis lapponica* L., *P. uralensis* Vved., *P. compacta* Steph., *P. scepterum-carolinum* L.
Lentibulariaceae Rich.: *Pinguicula villosa* L.
Rubiaceae Juss.: *Galium boreale* L., *G. uliginosum* L., *G. aparine* L., *G. palustre* L., *G. ruprechtii* Pobed.
Caprifoliaceae Juss.: *Linnaea borealis* L., *Lonicera pallasii* Ledeb.
Adoxaceae Trautv.: *Adoxa moschatellina* L.
Valerianaceae Batsch: *Valeriana capitata* Pall. ex Link, *V. wolgensis* Kazak.
Asteraceae Dumort.: *Solidago virgaurea* L., *Aster subintegerrimus* (Trautv.) Ostenf. et Resv., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm., *Gnaphalium uliginosum* L., *Omalotheca supina* (L.) DC., *Achillea millefolium* L., *A. cartilaginea* Ledeb., *Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Czer., *M. perforata* Merat., *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *T. vulgare* L., *Artemisia tilesii* Ledeb., *Tussilago farfara* L., *Petasites frigidus* (L.) Cass., *P. spurius* (Retz.) Reichenb., *P. radiatus* (J. F. Gmel.) Toman, *Senecio congestus* (R. Br.) DC., *Senecio campester* (Retz.) DC., *S. vulgaris* L., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *L. arctica* Pojark., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *C. setosum* (Willd.) Bess., *Taraxacum brevicorne* Dahlst., *T. lapponicum* ex Hand. Mazz., *Hieracium umbellatum* L., *H. laevigatum* Willd., *H. vulgatum* Fries, *H. alpinum* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акульшина Н. П., Шушпанникова Г. С. Флора и растительность Усинского района (Коми АССР). Сыктывкар, 1989. 244 с.
 Акульшина Н. П., Новаковская Т. В. Оценка антропогенной трансформации растительности по шкале гемеробности в лесотундре и тундре Европейского Северо-Востока // Освоение Севера и проблемы рекультивации. Доклады II Международной конференции. Сыктывкар. 1994. С. 53—64.
 Алпатьев А. М., Архангельский А. М., Подоплелов Н. Я. Физическая география СССР. М., 1973. С. 148—182.
 Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 63 с.
 Ребристия О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
 Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
 Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
 Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974—1977. Т. 1—4.
 Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Сыктывкарский государственный университет

Получено 23 I 1996

SUMMARY

The flora of the neighbourhood of Kharyaginsk settlement situated in the Kolva river basin in the forest-tundra subzone of the North-East of the European part of Russia is described. The flora includes 272 species of vascular plants from 135 genera and 47 families. It is classified as a northboreal. The boreal species dominate in the flora by the number and their coenotic activity in all phytocoenoses except tundra ones.

This information may be used for prolongation and intensification of the ecological monitoring

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.26 : 551.781

© Н. И. Стрельникова

НОВЫЙ РОД *GOLOVENKINIA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ И ШВЕЦИИ

N. I. STRELNIKOVA. A NEW GENUS *GOLOVENKINIA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM PALEOGENE DEPOSITS
OF RUSSIA AND SWEDEN

Новые данные по морфологии створок *Coscinodiscus polyactis*, полученные при изучении в сканирующем электронном микроскопе (строение и расположение двугубых выростов), позволили выделить новый род *Golovenkinia*.

Coscinodiscus polyactis A. Cl. описан А. Cleve-Euler (1941) из отложений поздне-третичного возраста в районе г. Ветланда, к югу от оз. Веттерн (Швеция). Позднее А. Cleve-Euler и I. Hessland (1948) нашли этот вид на территории Швеции в разрезах на берегу бухты Охус в отложениях, возраст которых авторы статьи принимали как раннеэоценовый. А. П. Жузе (1952) в рецензии на статью Cleve-Euler, Hessland (1948) высказала мнение о более молодом, позднеэоценовом возрасте этой флоры. З. И. Глезер (1974) также считала, что шведская флора имеет позднеэоценовый возраст. Согласно последним данным (Стрельникова, 1992), первоначальная датировка верна, и шведская флора имеет раннеэоценовый возраст. Этот вид найден и в палеогеновых отложениях на территории России и Казахстана. В нижнеэоценовых отложениях Западной Сибири *C. polyactis* появляется в верхах зоны *Puxilla gracilis* и имеет короткий возрастной диапазон. Четкие признаки и обилие делают его хорошим стратиграфическим маркером. Н. В. Рубина (Рубина, Дрознес, 1961) в диатомовых глинах Нижнего Приобья по появлению *C. polyactis* выделила одноименную зону.

В настоящее время проводится ревизия рода *Coscinodiscus*, выявляются и уточняются морфологические и ультраструктурные признаки, свойственные роду. В связи с этой ревизией изучен в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) и *C. polyactis*. В результате был выявлен целый ряд особенностей, которыми данный вид отличается от видов рода *Coscinodiscus* s. str. в современном понимании. Это позволило описать новый род.

Материалом послужили образцы диатомовых глин из обнажения 275 по р. Верхняя Хадыта на севере Западной Сибири. Для изучения в СЭМ марки JSM-35С препараты подготовлены автором по методике В. А. Николаева (1982), микрофотографирование проведено Л. А. Карцевой.

В световом микроскопе (СМ) видны различия в структуре лицевой части створки и загиба, наличие шипов по краю лицевой части на границе с загибом. В СЭМ установлено, что это крупные наружные трубки двугубых выростов, кроме того, между ними имеются шипики (табл. I, 6, 7; табл. II, 1, 3, 4). В современной систематике диатомовых водорослей большое значение придается форме и расположению двугубых выростов. У изученных в СЭМ видов *Coscinodiscus* s. str. наружные трубки двугубых выростов и шипики отсутствуют, и по этому признаку *C. polyactis* отличается от видов *Coscinodiscus*. По различию структуры лицевой части створки и загиба данный вид близок с видами родов *Azpeitia* M. Peragallo и *Cestodiscus* Grev. От

представителей рода *Azpeitia* данный вид отличается отсутствием двугубого выроста в центре створки. У большинства видов *Azpeitia* двугубые выросты на наружной поверхности открываются небольшим отверстием, и лишь у немногих видов, например у *A. tuberculata* (Grev.) P. Sims (Fryxell et al., 1986), края двугубых выростов приподняты и образуют структуру, напоминающую шипик. *Coscinodiscus polyactis* отличается от *Azpeitia tuberculata* бокаловидной формой двугубых выростов и шипиками между ними. Это отличает *Coscinodiscus polyactis* и от видов рода *Cestodiscus*, которым свойственны округлые, окруженные каймой наружные отверстия двугубых выростов, расположенные ближе к середине загиба (Радионова, 1987). От рода *Moisseevia* Streln. (Стрельникова, 1997) *Coscinodiscus polyactis* отличается различием в структуре загиба и лицевой части створки, тогда как у *Moisseevia uralensis* (Jouse') Streln. загиб не выражен и структура одинаковая по всей створке; наружные трубки двугубых выростов конической формы, шипики между ними отсутствуют. Указанные выше факты позволяют рассматривать *Coscinodiscus polyactis* как новый род *Golovenkinia*.

Golovenkinia Streln. gen. nov.

Frustula discoidea. Valvis rotundis a subplanis ad lentiformiter convexas limbo verticali bene distincto, margine subreflexis. Valva limbus que structuram diversam praebentes. Areolae loculatae in valva plus minusve manifeste radialiter seriatae, seriebus fasciculatis (seriebus laterli parallelis), in limbo parvae parallele verticaliter seriatae. Rimoportulae (sub microscopio optico-spiniae magnae) ad limitem inter faciem frontalem et limbum dispositae series areolarum longas terminantes, facie exteriori poculiformes, pachydermaticae, facie uero interiore foramine rotundo haud magno vallecule subincrassato cincto apertae, spinis interjectae. Cinctura lata, structura e canalibus poralibus verticaliter seriatis formata.

Typus generis: *Golovenkinia polyactis* (A. Cl.) Streln. (Табл. I, II).

Affinitas: A generibus affinibus *Coscinodiscearum* rimoportulis poculiformibus ad limitem inter faciem frontalem et limbum dispositis differt.

Genus memoriae *Bacillariophytorum* exploratoris cb. *Golovenkiniae* N. I. dedicatur.

Панцирь дисковидный. Створки круглые, от почти плоских до линзовидно выпуклых, с хорошо выраженным вертикальным загибом и слегка отогнутым краем. Структуры лицевой части створки и загиба различаются. На створке структура из локулярных ареол в более или менее отчетливых радиальных и вторичных тангенциальных рядах, образующих пучки, в которых ряды ареол параллельны боковому ряду. На загибе мелкие ареолы в параллельных вертикальных рядах. Двугубые выросты, которые в СМ выглядят как крупные шипы, расположены на границе загиба и лицевой части створки, в конце длинных рядов ареол. На наружной поверхности выросты бокаловидной формы с толстыми стенками и узкой наружной щелью, а на внутренней поверхности они открываются небольшим округлым отверстием, окаймленным слегка утолщенным валиком, образующим небольшую трубку. Между выростами на наружной поверхности створки располагаются шипы.

Тип рода: *Golovenkinia polyactis* (A. Cl.) Streln.

От близких родов сем. *Coscinodisceae* (*Coscinodiscus*, *Cosmiodiscus* Grev.) отличается формой и расположением двугубых выростов.

Род назван в память известного диатомолога Нины Ивановны Головенкиной.

***Golovenkinia polyactis* (A. Cl.) Streln. comb. nov.** — *Coscinodiscus polyactis* A. Cleve, 1941, Paleontographica, 92, A: 187, Taf. VI, Fig. 88; Cleve-Euler, Hessland, 1948, Bull. Geol. Inst. Uppsala, 32 : 173, Taf. IV, Fig. 21; Стрельникова, 1960, Тр. ВНИГРИ, 158 : табл. VII, фиг. 1a—2.

Краткий латинский диагноз, приведенный авторами при первоописании *Coscinodiscus polyactis*, дополнен новыми данными по ультраструктуре, полученными при изучении в СЭМ.

Valvae plus minusve convexae, limbo distincto, margine hyalino subreflexo, 29—60 mcm in diam. Areolae facie frontali 3—6 pro 10 mcm, ad marginam subcylindrici vel subconici, ad faciem exteriorem angustati. Velum ignotum. Areolae in limbo parallele verticaliter seriatæ, 9—10 pro 10 mcm. Rimoportulae 5—8 robustae series areolarum radiales longas terminantes, spinulis interjectæ.

Typus: Siberia Occidentalis, fl. Chadyta Superior, in argillis diatomaceis, eocaenum prius. In collectione cathedrae botanicae facultatis biologiae ac edaphologiae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Створки более или менее выпуклые, иногда со слегка вогнутым центром, с четко выраженным загибом и отогнутым гиалиновым краем, 29—60 мкм в диам. Ареолы на лицевой части створки в радиальных рядах, 3—6 ареол в 10 мкм, слегка уменьшаются к краю. Ареолы образуют пучки, в которых ряды параллельны длинному боковому ряду. Заметны вторичные изогнутые тангенциальные ряды. Наблюдаются створки, на которых радиальность расположения ареол нарушена, в центре имеется небольшое гиалиновое поле. Локулы цилиндрической формы или слегка конической, зауженной к наружной поверхности. Велум не наблюдался. На загибе ареолы в параллельных вертикальных рядах, 9—10 ареол в 10 мкм. 5—8 массивных двугубых выростов расположены на концах длинных радиальных рядов, между ними имеются шипики.

Тип: Западная Сибирь, р. Верхняя Хадыта, диатомовые глины. Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Морской вымерший вид.

Ранний эоцен — Россия: Западная Сибирь (люлинворская свита); Казахстан: Тургайский прогиб (тасаранская свита), Сев. Прикаспий (шубарсайская свита); Швеция.

Таксономическое положение рода дискуссионно. Наибольшее сходство проявляется с родами *Azpeitia* и *Cestodiscus*. В системе, опубликованной в монографии «Диатомовые водоросли СССР» (1988), род *Azpeitia* выделен в самостоятельное сем. *Azpeitiaceae* Gles. et Makar. Род *Cestodiscus* в системе не рассматривается. Близкий к последнему род *Cosmiodiscus* Grev. отнесен к сем. *Coscinodiscaceae* Kütz. В системе F. Round с соавт. (1990) род *Azpeitia* отнесен к сем. *Hemidiscaceae* Hendey, а роды *Cestodiscus* и *Cosmiodiscus* вообще отсутствуют. По моему мнению, роды *Azpeitia*, *Cestodiscus*, *Cosmiodiscus* объединяются различием структуры диска и загиба, наличием кольца двугубых выростов на границе диска и загиба. Эти же черты присущи и описываемому новому роду *Golovenkinia*. Возможно, их следует объединить в одну таксономическую группу.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Грант № 96-04-48993.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И. Диатомовые водоросли палеогена // Диатомовые водоросли СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 109—143.

Диатомовые водоросли СССР ископаемые и современные. Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.

Жузе А. П. А. Клеве-Эйлер и И. Гесслянд. Предварительное сообщение о вновь открытых третичных отложениях на юге Швеции // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 260—266.

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Радионова Э. П. Морфология диатомей рода *Cestodiscus* из ниже-среднемиоценовых отложений тропической зоны Тихого океана // Вопросы микропалеонтологии. 1987. Вып. 29. С. 141—153.

Рубина Н. В., Дрознес М. А. Эоценовые отложения Нижнего Приобья // Решения и труды Межведомственного совещания по доработке и уточнению унифицированной и корреляцион-

ной стратиграфических схем Западно-Сибирской низменности (г. Новосибирск, 15—20 февраля 1960 г.). Л., 1961. С. 264—271.

Стрельникова Н. И. Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые из палеогеновых отложений Обско-Пурского междуречья // Тр. Всесоюз. науч.-иссл. нефтяного геол.-развед. ин-та (ВНИГРИ). 1960. Вып. 158. С. 33—65.

Стрельникова Н. И. Палеогеновые диатомовые водоросли. СПб., 1992. 312 с.

Стрельникова Н. И. Новый род *Moissevia* (*Bacillariophyta*) из палеогеновых отложений России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 119—121.

Cleve-Euler A. Alttertiäre Diatomeen und Silicoflagellaten im inneren Schwedens // *Paleontographica*. 1941. Bd 92. Abt. A. S. 165—207.

Cleve-Euler A., Hessland I. Vorläufige Mitteilung über eine neuentdeckte Tertiärlagerung in Süd-Schweden // *Bull. Geol. Inst. Uppsala*. 1948. Vol. 32. S. 155—182.

Fryxell G. A., Sims P. A., Watkins T. P. *Azpeitia* (*Bacillariophyceae*): related genera and promorphology // *Systematic botany monographs*. Michigan, 1986. Vol. 13. P. 1—74.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms*. Cambridge, 1990. 747 p.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 16 VII 1996

УДК 582.34 (47 + 57)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© И. В. Чернядзева

ВИДЫ РОДА *POHLIA* (*MUSCI*) С ВЫВОДКОВЫМИ ПОЧКАМИ

I. V. CZERNYADJEVA. THE SPECIES OF THE GENUS *POHLIA* (*MUSCI*) WITH PROPAGULA

Для территории России выявлены 9 видов рода *Pohlia* с выводковыми почками. Даны общая характеристика видов этой группы и ключ для их определения. Для каждого вида приведены диагнозы, рисунки и списки исследованных образцов.

Род *Pohlia* Hedw. (сем. *Bryaceae*) содержит около 110 видов, распространенных по всему земному шару с преобладанием в умеренных и северных широтах. Виды *Pohlia* с выводковыми почками относятся к секции *Pohliella* Loesk. и характеризуются образованием специальных органов вегетативного размножения — выводковых почек в пазухах верхних листьев. Систематика видов секции *Pohliella* за последние годы претерпела существенные изменения. Описаны новые виды, пересмотрены объем и номенклатура прежних видов. В Северной Америке, Западной Европе и Японии вышли работы, посвященные этой группе (Ochi, 1959; Wilczek, Demaret, 1970; Lewis, Smith, 1977, 1978; Shaw, 1981a, b, 1982; Nordhorn-Richter, 1984; Satiaux, Arts, 1989; Arts, 1990, и др). К сожалению, в них не учитывался материал с территории бывшего СССР. В России и на Украине опубликовано несколько статей, в которых рассматриваются отдельные виды или распространение видов этой группы на ограниченных территориях (Шляков, 1984; Czernyadjeva, Ignatov, 1991; Афонина, 1994; Вірченко, 1995).

В данной статье обобщены результаты изучения всего доступного материала по этой группе с территории России. Поскольку до недавнего времени исследования проводились на территории бывшего Советского Союза, мы включили все имеющиеся данные о распространении видов этой группы в России, на Украине, в Белоруссии, в Прибалтике и на Кавказе. Изучены материалы следующих гербариев: КРАBG, KRAS, KWHA, LE, LW, LWS, MHA, MSK, SASY, SYKO, VLA.

Для России известно 28 видов рода *Pohlia*, в том числе 9 видов с выводковыми почками: *P. andalusica*, *P. andrewsii*, *P. annotina*, *P. beringiensis*, *P. bulbifera*, *P. camptotrachela*, *P. drummondii*, *P. filum*, *P. prolifera*. Из них *P. bulbifera*, *P. drummondii*, *P. filum*, *P. prolifera* спорадически встречаются в тундровой, лесотундровой, боре-

альной и неморальной зонах России и сопредельных территорий. *P. annotina* и *P. andalusica* произрастают преимущественно в бореальной и неморальной зонах центра европейской части России, в других районах России отмечены их единичные находки. В Арктике и горных районах бореальной зоны распространена *P. andrewsii*. Редким видом является *P. camptotrachela*: известно только 5 достоверных местонахождений в центре европейской части России и на Украине. Узкий ареал у вида *P. beringiensis*, который собран в 4 точках в азиатской части Арктики и в горах Южной Сибири. Все виды, за исключением *P. beringiensis*, имеют голарктическое распространение. *P. beringiensis* известна только из Азии и Америки.

Для юга Приморского края Л. В. Бардунов (Бардунов, Черданцева, 1982) приводит японский вид *P. gracillima* (Card.) Horik. et Ochi. При изучении материала Бардунова, сравнении его с образцами японских эксикат *P. gracillima* (Musc. Japonici, 1962, 17 : 839; 1973, 25 : 240) и описании этого вида, данным Н. Очи (1959), выявлено, что это 2 разных вида. *P. gracillima* характеризуется тонкими, слабыми побегами с немногочисленными, очень тонкими выводковыми почками, практически без примордиальных выростов. Рассматриваемый образец, на наш взгляд, следует относить к *P. proliger*. Таким образом, указание *P. gracillima* для территории России является ошибочным.

Общая характеристика видов рода *Pohlia* с выводковыми почками

Растения от светло- до темно-зеленых или черноватых. Побеги сильные (*P. andrewsii*, *P. drummondii*, *P. proliger*), слабые до среднего (*P. andalusica*, *P. annotina*, *P. beringiensis*, *P. bulbifera*, *P. filum*) или очень слабые (*P. camptotrachela*). Этот признак варьирует в пределах одного вида: встречаются образцы *P. drummondii* и *P. proliger* с более слабыми побегами и, наоборот, *P. annotina*, *P. bulbifera* и *P. filum* с сильными побегами. В таких случаях могут возникнуть сложности в разграничении *P. drummondii* от *P. filum* и *P. proliger* от *P. annotina*. Практически не встречаются образцы *P. andrewsii* со слабыми побегами и *P. camptotrachela* с сильными побегами. Степень облиственности побегов различна. Густо черепитчато облиственны побеги у *P. andrewsii*, густо облиственны — у *P. beringiensis* и *P. proliger*. Более рыхло облиственны побеги у *P. annotina*, *P. bulbifera*, *P. filum*, и (частично) у *P. andalusica*, *P. drummondii*. Разреженно облиственны побеги у *P. camptotrachela* и частично у *P. andalusica*, *P. drummondii*. Облиственность побегов может варьировать в пределах вида. Степень блеска сухих побегов относительно постоянна для вида и может служить диагностическим признаком. Сильно блестящие с металлическим отливом побеги отмечены у *P. andrewsii*, блестящие — у *P. drummondii* и *P. proliger*, слабо блестящие — у *P. andalusica*, *P. beringiensis* и частично у *P. filum* и *P. annotina*, не блестящие — у *P. camptotrachela* и частично у *P. filum* и *P. annotina*.

Стебель прямостоячий, простой, 3—50 мм выс., 0.11—0.16 мм шир., в основании с ризоидными, от зеленого до темно-бурого, красного или черноватого цвета.

Листья от узко- до широко- или овально-ланцетных, в верхней части обычно зубчатые, край листа плоский или частично слабо отогнутый, от слабо до сильно и широко низбегающего. А. Shaw (1981b) указывает, что степень низбегаания листьев коррелирует с размерами побегов: у удлинённых побегов листья низбегают сильнее, чем у укороченных. По нашим наблюдениям, степень низбегаания листьев отчасти варьирует в пределах вида, но можно выделить виды с листьями низбегающими до сильно низбегающих (*P. andalusica*, *P. annotina*, *P. camptotrachela*, *P. filum*) и виды с листьями слабо низбегающими до низбегающих (*P. andrewsii*, *P. beringiensis*, *P. drummondii*, *P. proliger*). Жилка простая, оканчивается ниже верхушки листа, реже в ней, в основании иногда окрашена, 25—55 мкм шир. Shaw (1981b) отмечает, что у *P. drummondii* и у *P. filum* наблюдается тенденция к укорачиванию жилки, однако на исследованном материале мы этого не обнаружили.

Клетки пластинки листа тонкостенные, непористые, в средней части прямоугольные, линейные, линейно-ромбоидальные или червеобразные, 50—120 мкм дл., 5—

12 мкм шир., по краю часто имеется ряд из 1—2 более узких и длинных клеток; на верхушке листа клетки короче, ромбоидальные или овальные; в основании листа клетки более короткие, прямоугольные, у старых побегов иногда желтовато-коричневатые или красноватые.

Растения двудомные. Спороносы редко; у *P. beringiensis* спорогонии неизвестны. Коробочка наклоненная до повислой, грушевидная до цилиндрической, 1.5—3.0 мм дл. Клетки экзотеция прямоугольные до изодиаметрических, с утолщенными, сильно извилистыми стенками. На шейке коробочки устьица многочисленные, поверхностные. Перистом двойной. Зубцы эндостомы ланцетные, острые, папиллозные, желтые или светло-коричневые. Экзостом свободный, с низкой основной перепонкой, сегменты с широкими отверстиями; реснички хорошо развиты, без придатков, иногда короткие. Верхняя часть сегментов и ресничек грубо папиллозная. Колечко 2—3-рядное, остающееся. Крышечка коническая. Споры округлые, неполярные, 15—25 мкм в диам., папиллозные.

Вегетативное размножение происходит посредством выводковых почек. В пазухе листа возникают 1, 2—3 или множество выводковых почек, различающихся у различных видов по форме, размерам, окраске и степени просвечивания. Форма выводковых почек относительно постоянная в пределах вида, бывает от червеобразной до округлой и служит одним из главных диагностических признаков. У ряда видов на теле почки преимущественно в примордиальной области вырастают тонкие светло-зеленые или желтоватые зачаточные листочки. У некоторых видов зачаточные листочки развиты слабо и имеют вид примордиальных выростов, состоящих из 1—3 рядов клеток. Величина выводковых почек зависит от степени их развития. Размеры зрелых почек довольно стабильны в пределах вида. Можно выделить виды с крупными (*P. beringiensis*, *P. drummondii*, *P. filum*), средними (*P. andalusica*, *P. bulbifera*), мелкими (*P. annotina*, *P. andrewsii*, *P. proliger*) и с очень мелкими (*P. camptotrachela*) выводковыми почками. Окраска выводковых почек также зависит от степени их развития. В ювенильном состоянии они светло-зеленые или желтоватые. В зрелом состоянии выводковые почки в зависимости от вида имеют окраску от желтой до темно-бурой, красной или почти черной.

По степени просвечивания выводковых почек можно выделить виды с непросвечивающими в зрелом состоянии почками (*P. andalusica*, *P. beringiensis*, *P. drummondii*, *P. filum*), с полупросвечивающими (*P. bulbifera*) и с просвечивающими (*P. andrewsii*, *P. annotina*, *P. camptotrachela*, *P. proliger*) почками. В отдельных случаях крупные хорошо развитые почки *P. annotina* и *P. andrewsii* могут быть полупросвечивающими.

Виды рассматриваемой группы произрастают на песчаных, супесчаных, реже глинистых почвах, преимущественно на нарушенных участках: оползнях, откосах, стенках канав, на выворотах корней деревьев, обочинах дорог, в расщелинах камней и между камнями каменисто-щебнистых осыпей и т. д. Иногда виды этой группы встречаются среди разреженной растительной дернины в различных растительных группировках. Они образуют, как правило, рыхлые небольшие дернинки 2—10(30) см в диам. или произрастают отдельными стебельками среди других видов, например *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., *Ditrichum cylindricum* (Hedw.) Grout, *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson, *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., *P. nutans* (Hedw.) Lindb. Компактными дерновинками растут *P. andrewsii*, *P. drummondii* и *P. proliger*.

Виды рода *Pohlia* с выводковыми почками имеют ряд общих черт, например, в форме и размерах листьев, коробочки и клеток экзотеция, в строении экзостомы, эндостомы, колечка и спор, они произрастают в одинаковых условиях и т. д. Это сходство можно объяснить монофилетическим происхождением видов этой группы, и, следовательно, их филогенетической близостью. Основными дифференцирующими признаками для них являются форма, размер и число выводковых почек.

1. Выводковые почки одиночные в пазухе листа 2.
- + Выводковые почки 1—3 или многочисленные в пазухе листа 4.
2. Бледно-зеленые или беловатые растения с узколанцетными черепитчатыми листьями и винно-красными выводковыми почками *P. beringiensis*.
- + Растения с иной комбинацией признаков 3.
3. Выводковые почки округлые до овальных; листочки ограничены верхушкой почки; побеги слабые, неблестящие *P. filum*.
- + Выводковые почки продолговатые или вытянутые; листочки не ограничены верхушкой почки, могут вырастать в нижней или средней части почки; побег сильный, блестящий *P. drummondii*.
4. Выводковые почки по 1—3 в пазухе листа, с развитыми листочками, не просвечивающие или полупросвечивающие 5.
- + Выводковые почки многочисленные в пазухе листа, с примордиальными выростами или без них, просвечивающие 6.
5. Выводковые почки сферические до яйцевидных, полупросвечивающие, на верхушке развиты несколько вогнутых листочков, образующих подобие «домика» *P. bulbifera*.
- + Выводковые почки конические до продолговато-яйцевидных с острыми прямыми листочками, непросвечивающие *P. andalusica*.
6. Побеги сильные, металлически блестящие, черепитчато облиственные; выводковые почки от округлых до продолговатых, ярко-оранжевые *P. andrewsii*.
- + Растения с иной комбинацией признаков 7.
7. Побеги густооблиственные, блестящие; выводковые почки веретеновидные или червеобразные *P. prolifera*.
- + Побеги рыхлооблиственные, неблестящие; выводковые почки округлые или разнообразной формы 8.
8. Выводковые почки более крупные, разнообразной формы — от веретеновидных до овальных и яйцевидных с 3—5 хорошо выраженными примордиальными выростами, состоящими из 3—6 клеток *P. annotina*.
- + Выводковые почки очень мелкие, округлые до овальных, с 1—3 слабо выраженными примордиальными выростами *P. camptotrachela*.

Pohlia drummondii (C. Müll.) Andr. 1935, Moss Fl. N. Am. 2 : 196. — *Bryum drummondii* C. Müll. 1862, Bot. Zeit. 20 : 328. — *Webera drummondii* (C. Müll.) Jaeg. 1876, Ber. St. Gall. Naturw. Ges. : 137. — *Pohlia commutata* Lindb. 1879, Musci Scand. : 17. — *P. lindbergii* Warnst. 1904, Beih. Bot. Centralbl. 16 : 240. — *Webera commutata* var. *lindbergii* (Warnst.) C. Jens. 1939, Skand. Bladmf. : 159.

Тип: Drummond, Musci Amer. (Rocky Mtns.) N 263 as *Bryum nutans* var. *minor*. (Lectotypus: BM — Hampe; isotypus: NY — Mitten).

Побеги сильные, от светло- до темно-зеленых или черноватых, сухие побеги — блестящие, образуют густые или рыхлые дерновинки.

Стебель 5—15(30) мм выс., темно-красный до черного, рыхло облиственный до разреженно облиственного.

Сухие листья прилегающие, более или менее черепитчатые; влажные листья распростерты до оттопыренных, 0.8—1.7 мм дл., 0.3—0.6 мм шир., ланцетные или овально-ланцетные, слабо килеватые, заостренные или туповатые, край слабозубчатый до гладкого, иногда отогнут; жилка кончается ниже верхушки листа, красноватая или черноватая. Клетки пластинки листа удлинненно-прямоугольные или удлинненно-ромбоидальные, (40)50—70 мкм дл., 8—13 мкм шир.

Выводковые тела в пазухе листа одиночные, необильные, в зрелом состоянии бурые, темно-красные до черноватых, непросвечивающие, (400)600—900(1200) мкм дл., 300—500 мкм шир., удлинненно-овальные, овально-яйцевидные до округло-яйцевидных (отношение длины к ширине от 1.4 : 1 до 4.0 : 1); листочки расположены по

всему телу почки с преобладанием на ее верхушке. В пазухах верхних листьев или на концах побегов часто развиваются ломкие, мелкооблиственные, вздутые в основании побеги, служащие для вегетативного размножения (рис. 1, 2).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Земля Франца-Иосифа: о-в Гукера, мыс Седова, 6 VIII 1979, И. Сафронова (LE). Кольский п-ов: Laponia turmanica, Vumanifjord, 12 VIII 1885, V. Brotherus (LE); Хибины, р. Вудьяврчорр, 19 VIII 1947, Р. Шляков (LE); Хибины, р. Куиксвум, 31 VIII 1947, Р. Шляков (LE); р. Поной, 31 VII 1989, И. Чернядзева (LE); гора Лавнатундра, 1 VIII 1987, О. Белкина (КРАВГ); гора Ионн-Ньюгоайв, оз. Реппъявр, 1989, А. Лихачев (КРАВГ); Ловозерские горы, р. Светлая, 26 VII 1983, О. Белкина (КРАВГ); гора Маннелахк, 30 VIII 1984, О. Белкина (КРАВГ); р. Териберка, гора Эривейв, 6 VIII 1977, Р. Шляков (КРАВГ); р. Поной, с. Поной, 31 VII 1972, Р. Шляков (как *P. torrentium*, КРАВГ); р. Поной, устье р. Лебяжья, 1 VIII 1989, И. Чернядзева (как *P. andalusica*, LE); гора Юкспор, 7 VIII 1947, Р. Шляков (как *P. torrentium*, КРАВГ). О-в Колгуев, 1902, Р. Поле (LE). Карелия: Прионежский р-н, пос. Суйсарь, 8 VII 1969, Л. Волкова (как *P. rothii*, LE); Олонецкая губерния: Повенецкий уезд, оз. Боброво, 8 X 1922, А. Беляева (LE). Республика Коми: Ухтинский р-н, р. Белая Кедва, 17 VII 1975, Г. Железнова (как *P. rothii*, SYKO).

Украина. Ивано-Франковская обл.: Черногора, 1 X 1964, К. Улычна (как *P. gracilis*, KWHA).

Кавказ. Гора Казбек, VIII 1881, В. Бротерус (LE); Кабардино-Балкарский заповедник, 23 VII 1987, Н. Портенер (как *P. gracilis*, МНА); Тебердинский заповедник, VII 1989, В. Онопченко (МНА).

Сибирь. Полярный Урал: р. Собь, VII 1988, И. Чернядзева (LE). П-ов Ямал: оз. Нгаранато, 12 VIII 1992, И. Чернядзева (LE); р. Сэбаяха, 26 VII 1992, И. Чернядзева (LE). Гыданский п-ов: р. Чугорьяха, 16 VII 1991, И. Чернядзева (LE). О-ва Известий ЦИК: о-в Свердруп, 28 VII 1992, Ю. Кожевников (LE). Северная Земля: о-в Комсомолец, 22 VIII 1991, И. Сафронова (LE). П-ов Таймыр: о-в Русский, 21 VII 1992, М. Мельников (как *P. filum*, LE); р. Новая, урочище Ары-Мас, 12 VIII 1971, Б. Норин (LE); р. Пясины, пос. Кресты, 22 VIII 1976, Н. Матвеева (LE); р. Пясины, пос. Тарей, 8 VIII 1991, Л. Благодатская (LE). Красноярская обл.: плато Путорана, пос. Талнах, 28 VI 1982, И. Чернядзева (LE). Алтай: р. Катунь, 8 VII 1993, М. Игнатов (МНА); оз. Каракол, 3 VIII 1991, М. Игнатов (МНА); гора Куркуре, 4 VII 1991, М. Игнатов (МНА); Алтайский государственный заповедник, 4 VIII 1987, Н. Золотухин (МНА); р. Каракем, 20 VI 1989, М. Игнатов (как *P. filum*, МНА); р. Ак-Туру, 18 VII 1989, Л. Бардунов (как *P. gracilis*, МНА). Восточный Саян: верховья р. Тисса, 4 VIII 1990, А. Васильев (KRAS). Якутия: низовья р. Индигирки, 17 VII 1974, О. Афонина (как *P. filum*, LE); Нижнеколымский р-н, о-в Каменка, 21 VII 1975, Н. Степанова (как *P. filum*, LE); низовья р. Лены, пос. Кумах-Сурт, 22 VII 1898, X. Нильсон-Элле (LE).

Дальний Восток. О-в Врангеля: бухта Сомнительная, 21 VII 1985, О. Афонина (LE); р. Наша, 19 VIII 1987, О. Афонина (LE). Чукотка: залив Лаврентия, VIII 1969, О. Афонина (LE); р. Чегитунь, 6 VIII 1991, О. Афонина (LE); бухта Провидения, 8 VII 1969, О. Афонина (LE); оз. Иони, 13 VII 1977, О. Афонина (LE); залив Креста, 18 VIII 1977, О. Афонина (LE); пос. Янракинот, 7 IX 1978, Б. Юрцев (LE). П-ов Камчатка: Южно-Камчатский заказник, 23 VII 1990, И. Чернядзева (LE); пос. Оссора, 22 VIII 1990, И. Чернядзева (LE). Хабаровский край: Бурейнский заповедник, хр. Дуссе-Алинь, 6 VIII 1989, Б. Хасанов (МНА).

Распространение: Европа, Азия, Северная Америка, Гренландия.

Pohlia drummondii характеризуется сильным темноокрашенным стеблем с разреженными блестящими листьями и наличием ломких пазушных побегов. Часто образцы этого вида встречаются без выводковых почек, и тогда их определение возможно по указанным выше признакам. У некоторых образцов, собранных в начале века, листья неблестящие, что, возможно, связано с длительностью хранения. Слабые побеги *P. drummondii* можно спутать со старыми побегами *P. andalusica*. Однако, в отличие от *P. drummondii*, листочки выводковых почек у *P. andalusica* ограничены верхушкой почки, листья неблестящие, стебель не бывает интенсивно окрашенным по всей длине. При определении гербарного материала могут возникнуть трудности с разграничением *P. filum* и *P. drummondii*. В типичных образцах эти виды хорошо отличаются внешним обликом и расположением примордиальных листочков на теле почки, но встречаются формы (переходные от *P. filum* к *P. drummondii*), идентификация которых затруднительна. Дополнительным признаком, помогающим определить такие образцы, может служить присутствие у *P. drummondii* в пазухах верхних листьев ломких вегетативных побегов.

Pohlia filum (Schimp.) Mart. 1956, Svensk. Vet.-Ak. Arh. Natur. 14 : 149. — *Bryum filum* Schimp. 1876, Syn. ed. 2 : 470. — *B. ludwigii* var. *gracile* Schleich. ex B. S. G. 1839, Bryol. Europ. 4 : 109. — *Pohlia gracilis* (Schleich. ex B. S. G.) Lindb. 1879, Musci Scand.: 17 — *P. drummondii* var. *gracilis* (Schleich. ex B. S. G.) Podp. 1945, Acta Soc.

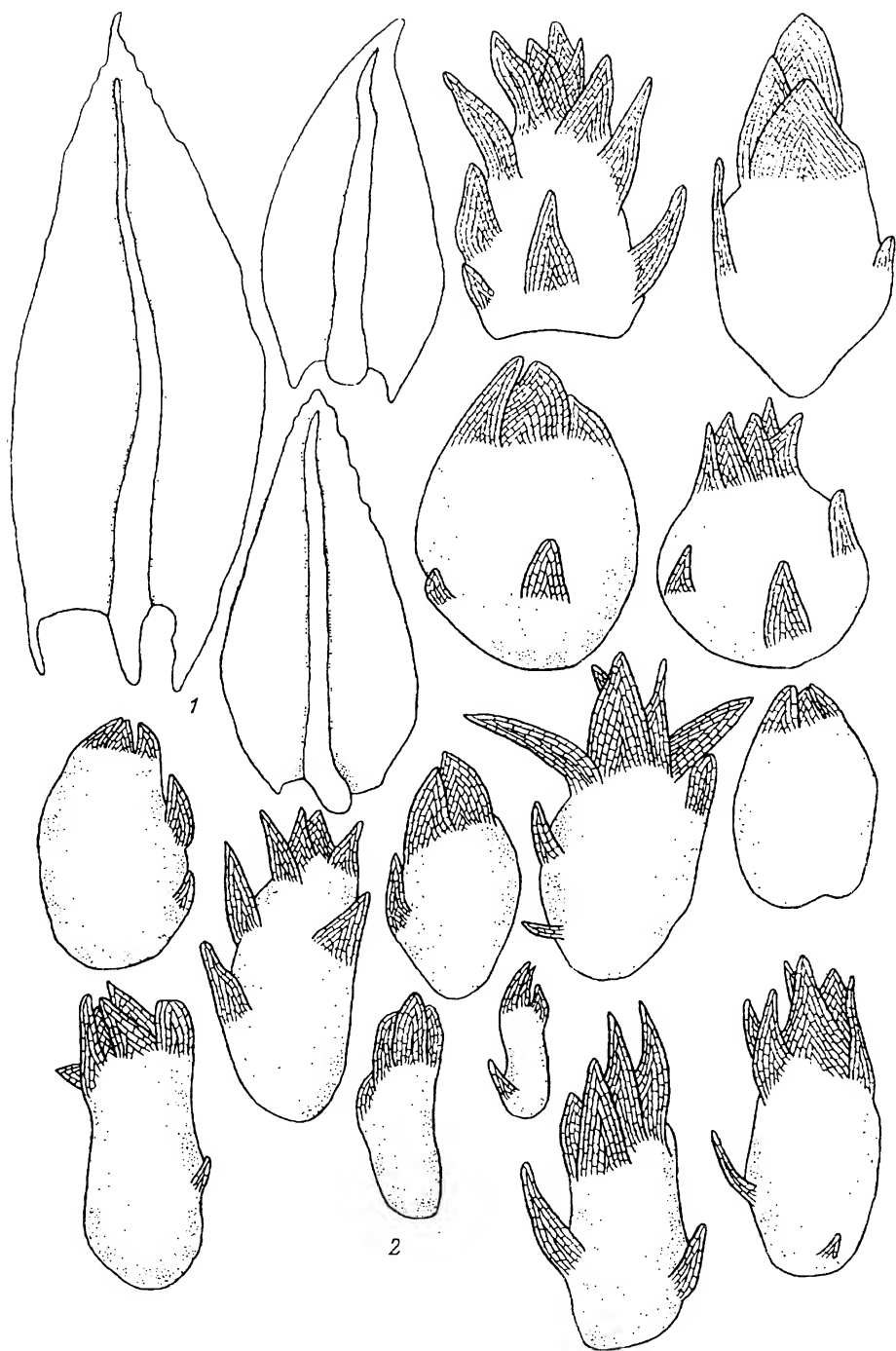


Рис. 1. *Pohlia drummondii*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

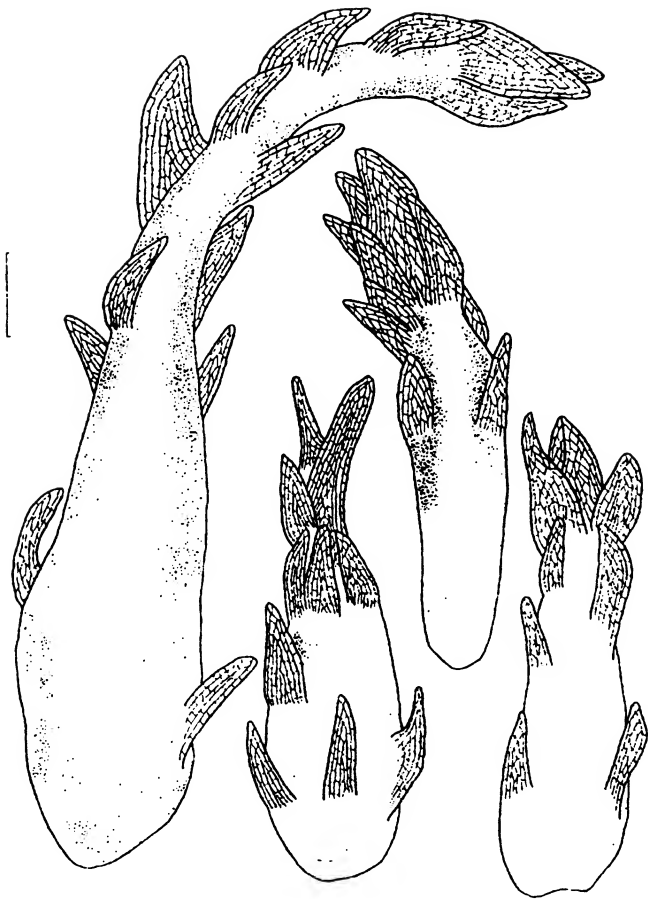


Рис. 2. *Pohlia drummondii*.

Ломкие вегетативные побеги. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

Sci. Nat. Morav. Brno. 17(4) : 91. — *P. drummondii* var. *filum* (Schimp.) Podp. 1954, Consp.: 338. — *Webera rothii* Corr. in Limpr. 1902, Laubm. Deutschl. 3 : 728. — *Bryum carinatum* Boul. 1884, Muscin. France, 1 : 280. — *Webera torrentium* Hag. 1899, Troms. Mus. Aarsh. 22 : 110.

Тип : «...prope Chamounix (Payot)». (Lectotypus : BM-Schimper).

Побеги слабые, от светло- до темно-зеленых, сухие — неблестящие или слабо блестящие, образуют разреженные дерновинки или растут рассеянно среди других видов мхов.

Стебель 5—15(30) мм выс.,верху зеленый,внизу коричневый, темно-красный до черноватого.

Сухие листья прилегающие, влажные листья прямоотстоящие, 0.6—1.2 мм дл., 0.2—0.4 мм шир., овально-ланцетные до широколанцетных, туповатые до заостренных, с плоскими краями, цельнокрайные, иногда с выступающими углами клеток; жилка оканчивается ниже верхушки листа, зеленая или в основании буроватая. Клетки пластинки листа удлинненно-прямоугольные или удлинненно-ромбоидальные, 50—80 мкм дл., 8.5—15 мкм шир.

Выводковые почки одиночные в пазухе листа, в зрелом состоянии от бурого до черноватого цвета, непросвечивающие, (300)400—700(900) мкм дл., (190)250—400(500) мкм шир., округлые, овальные до эллиптических (отношение длины к

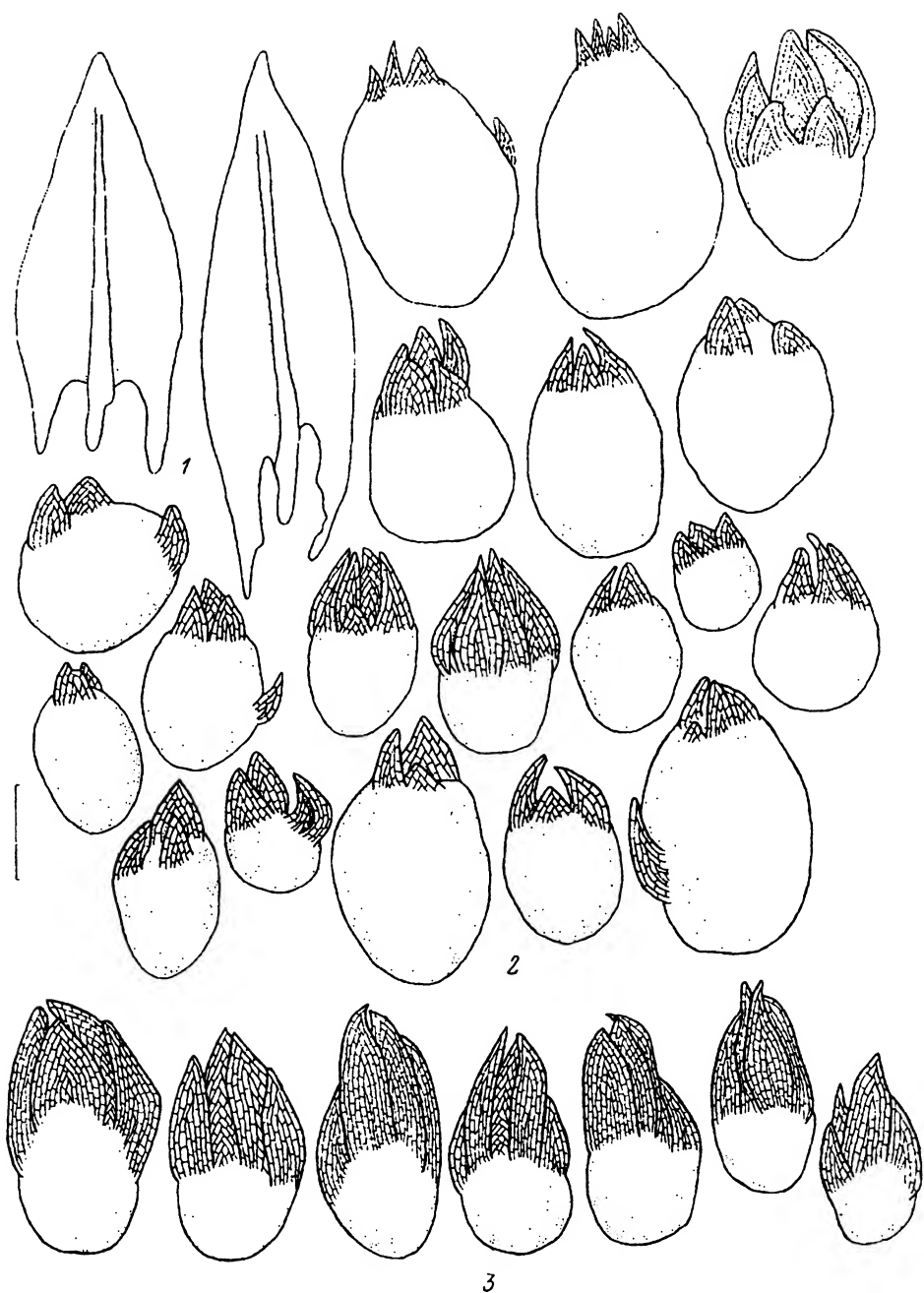


Рис. 3. *Pohlia filum*.

1 — листья, 2 — типичные выводковые почки, 3 — нетипичные выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

ширине от 1 : 1 до 1.7 : 1), листочки в числе 3—6, слабо развиты, расположены в центре верхушки почки; изредка отдельные листочки могут развиваться в средней части почки (рис. 3).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Кольский п-ов: р. Тумчи, 2 VIII 1958, Р. Шляков (КРАВГ); р. Поной, пос. Красношелье, 16 VII 1965, Р. Шляков (КРАВГ); р. Поной, устье р. Пача, 5 VII 1989, И. Чернядзе (LE); пос. Уполокша, 7 VII 1982, Е. Андреева (как *P. torrentium*, КРАВГ); Хибин, р. Вудьявчорр, 25 VII 1947, Р. Шляков (как *P. torrentium*, КРАВГ); пос. Харловка, 26 VII 1887, В. Бротерус (LE). Ленинградская обл.: Нижне-Свирский заповедник, 8 VIII 1989, Л. Волкова (LE). Московская обл.: Талдомский р-н, ст. Вербилки, 4 VII 1985, М. Игнатов (МНА). Горьковская обл.: Арзамаский р-н, с. Старая Пустынь, 16 VI 1980; Ю. Воробьев (MSK). Орловская обл.: Хотынецкий р-н, 25 V 1994, Е. Вышегородских (LE). Республика Коми: р. Цильмы, 26 VII 1973, Г. Железнова (SYKO).

Украина. Карпаты: Черногора, 12 VI 1961, К. Улычна (LW).

Кавказ. Карачаевский р-н, р. Кичкинекол, 6 IX 1988, В. Бочкин (как *P. drummondii*, МНА); Кабардино-Балкарский заповедник, 23 VII 1987, Н. Портениер (МНА); Тебердинский заповедник, 16 VIII 1987, В. Оничипенко (МНА); Верхняя Сванетия, р. Адиш, 17 VIII 1931, А. Харадзе (LE).

Сибирь. Полярный Урал: р. Собь, 15 VII 1988, И. Чернядзе (LE). П-ов Ямал: оз. Нгаранато, 5 VIII 1991, И. Чернядзе (LE); оз. Юнто, 7 VIII 1993, И. Чернядзе (LE); восточное побережье, 67° 40' с. ш., 70° 20' в. д., 1932, В. Андреев (как *P. proliger*, LE). Тазовский п-ов: р. Пойловоахи, 18 VIII 1986, О. Ребристая (LE); устье р. Лайяха, 31 VII 1986, О. Ребристая (LE). Гыданский п-ов: р. Чугорьяха, 12 VII 1991, И. Чернядзе (LE). Красноярская обл.: плато Тупурана, оз. Лама, 8 VII 1984, И. Чернядзе (LE); оз. Аян, 15 VII 1983, И. Чернядзе (LE); низовья Енисея, о-в Насоновский, 27 VIII 1914, П. Матвеев (LE). Якутия: Оймяконский р-н, р. Иньяли, 19 VIII 1974, В. Перфильева (LE); Томпонский р-н, р. Тукулан, 6 IX 1990, Е. Иванова (как *P. drummondii*, SASY).

Дальний Восток. Чукотка: оз. Аччен, 12 VII 1970, О. Афонина (LE); залив Лаврентия, 16 VIII 1969, О. Афонина (LE); р. Эргувеем, 4 VIII 1970, О. Афонина (LE); р. Амгуэма, 23 VII 1990, И. Кучеров (LE); р. Гетлянен, 17 VIII 1972, Б. Юрцев (LE). Корякское нагорье: р. Великая, 17 VII 1987, Е. Кузьмина (LE); оз. Пикульнейское, 15 VIII 1984, О. Афонина (LE). Камчатка: Южно-Камчатский заказник, 3 VII 1990, И. Чернядзе (LE); пос. Оссора, 31 VIII 1990, И. Чернядзе (LE); пос. Соболево, 1928, S. Krasjuk (LE).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка, Гренландия.

Pohlia filum характеризуется слабыми, неблестящими побегами и округлыми выводковыми почками с листочками в примордиальной части. Иногда в пазухе листа могут развиваться 2 выводковые почки. Помимо образцов с типичными выводковыми почками (рис. 3, 2), нам встречались образцы, которые имели выводковые почки с хорошо развитыми листочками, занимающими всю верхнюю часть почки (рис. 3, 3). Выделение подобных образцов в самостоятельный таксон нам кажется нецелесообразным, поскольку подчас на одном побеге можно встретить как типичные, так и нетипичные выводковые почки; общая характеристика побегов, листьев и форма тел выводковых почек укладывается в рамки *P. filum*. Подобные выводковые почки приводятся в сводке Р. Bruch с соавт. (1836—1851) для *Bryum ludwigii* var. *gracile*, который Shaw (1981b) относит к синонимам *P. filum*. Побеги таких образцов схожи со старыми побегами *P. andalusica*, но отличаются от последних округлой формой тела выводковых почек. От *P. drummondii* они отличаются также округлой формой тела выводковых почек и в отдельных случаях парным расположением в пазухе листа. Возможно, подобные образцы являются переходными между этими видами.

Р. Н. Шляков (1984) приводит для России *P. torrentium* (I. Nag.) Broth., вид, который рассматривается рядом авторов как синоним *P. filum*. Выводковые почки *P. torrentium*, согласно работе Шлякова, крупнее, чем у *P. filum*, темно-бурые или черноватые (против желтоватых у *P. filum*) и примордиальные листочки не ограничены верхушками тела почки, а отходят примерно от ее середины. Последняя характеристика подходит к нетипичным образцам *P. filum*, описанным выше, но выводковые почки этих образцов мельче, чем у типичных, и отличаются по цвету (светло-бурые против черноватых у типичных образцов). Таким образом, наши нетипичные образцы *P. filum* не согласуются с описанием, приведенным Шляковым. Материал, определенный Шляковым как *P. torrentium*, был частично отнесен нами к *P. drummondii*, частично к *P. filum*.

Имеется неясность в синонимике *P. rothii* (Corr. in Limpr.) Broth., *P. gracilis*

(Schleich. ex B. S. G.) Lindb. и *P. filum* (Schimp.) Mart. В отечественных руководствах (Лазаренко, 1955; Абрамова и др., 1961; Бачурина, Мельничук, 1989) указываются 2 вида — *P. rothii* и *P. gracilis*, которые Shaw (1981b) рассматривает как синонимы *P. filum*. Это подтверждается сравнением описаний этих 3 видов. В «Определителе верхоплодных мхов СССР» (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970) приводятся *P. rothii*, *P. drummondii* var. *filum* и *P. drummondii* var. *gracilis*, которые также являются синонимами *P. filum*. Таким образом, *P. filum* может упоминаться в одной работе под несколькими названиями. *P. andalusica* в крупных отечественных определителях не приводится. Однако при просмотре гербариев выяснилось, что часть образцов, определенных как *P. rothii*, относится к *P. andalusica*. Shaw (1981b) указывает, что некоторые европейские авторы (Lewis, Smith, 1978, и др.) рассматривают *P. rothii* в рамках *P. andalusica*. По-видимому, часть упоминаний *P. rothii* в отечественной литературе относится к *P. andalusica*.

Pohlia beringiensis Shaw, 1982, Contrib. Univer. of Michigan Herb., 15 : 260.

Тип: «Alaska, Paxson area, 22 VII 1979, Shaw, № 3794» (Holotypus: MICH).

Побеги тонкие, стройные, светло-желтоватые или беловато-зеленоватые, слабо или матово блестящие в сухом состоянии, образуют рыхлые дерновинки.

Стебель 3—8 мм выс., вверх желтый, внизу темно-красный, густо облиственный.

Сухие листья прижатые, черепитчатые; влажные листья прямоотстоящие, 0.8—1.6 мм дл., 0.3—0.4 мм шир., узколанцетные, заостренные, килеватые, зубчатые, край листа иногда слабо отогнут; жилка сильная, оканчивается ниже верхушки листа, у нижних листьев в основании красная. Клетки пластинки листа линейно-ромбоидальные или червеобразные, 55—100 мкм дл., 6—8 мкм шир.

Выводковые почки одиночные в пазухе листа, винно-красные, непросвечивающие, 500—700(1000) мкм дл., 230—500 мкм шир., округло-яйцевидные до яйцевидных (отношение длины к ширине от 1.2 : 1 до 2.2 : 1), с 4—6 острыми или тупыми бледно-зелеными листочками, расположенными преимущественно на верхушке

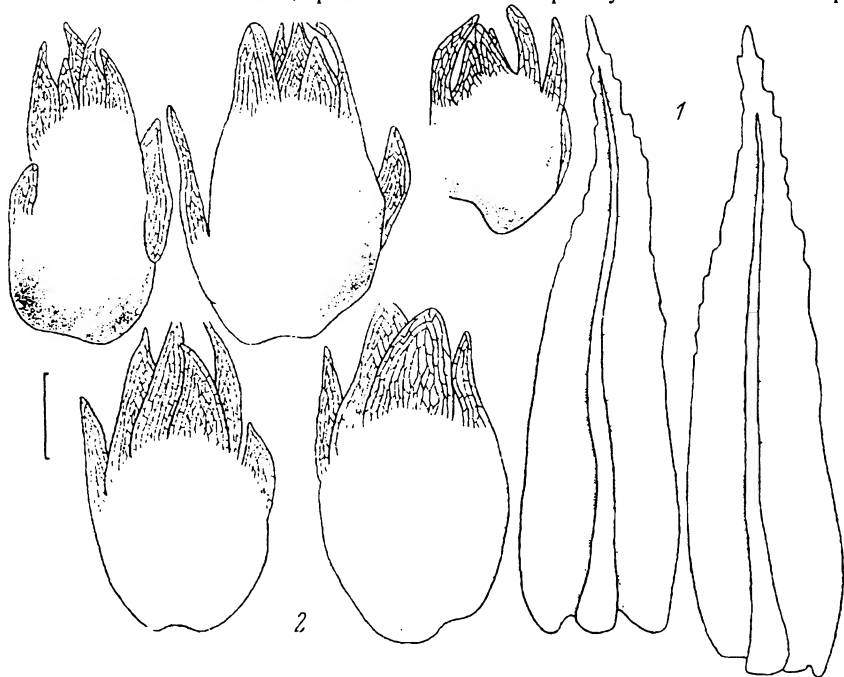


Рис. 4. *Pohlia beringiensis*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

почки; отдельные листочки могут отходить от средней или нижней частей тела почки (рис. 4).

Исследованные образцы.

Сибирь: Северная Земля: о-в Большевик, устье р. Базовой, 24 VII 1992, И. Сафронова (LE). Алтай: хр. Ак-Туру, 18 VII 1966, Л. Бардунов (МНА); хр. Курайский, Л. Бардунов (МНА).

Дальний Восток: о-в Врангеля: бухта Сомнительная, 23 VIII 1985, О. Афонина (LE). Чукотка: пролив Сенявина, пос. Янракинот, 28 VII 1976, О. Афонина (LE).

Распространение. Восточная Сибирь, Дальний Восток, Аляска.

Pohlia beringiensis характеризуется очень бледными, часто беловатыми стройными побегами с узколанцетными черепитчатыми листьями, резко контрастирующими с яркими винно-красными выводковыми почками. *P. beringiensis* этой комбинацией признаков отличается от двух других видов с одиночными выводковыми почками — *P. drummondii* и *P. filum*.

Pohlia andalusica (Höhn.) Broth. 1903, in Engler et Prantl, Nat. Pfl. 1, 3 : 551. — *Webera andalusica* Höhn. 1895, Sitz. Ak. Wiss. Wien Math. Nat. Kl. Abt. 1. 104 : 326. — *W. annotina* var. *glareola* Ruthe et Grebe in Grebe, 1901, Hedwigia 40 : 109. — *W. glareola* (Ruthe et Grebe in Grebe) Limpr. 1902, Laubm. Deutsch. 3 : 726. — *Pohlia rothii* var. *compacta* Ruthe et Loeske in Loeske, 1905, Verh. Bot. Ver. Brandenburg, 46 : 162.

Тип: «...am 28 IX 1892 in circa 2800 m Höhe an feuchten Orten südwestlich vom Picacho de Veleta in der Sierra Nevada...leg. et det. Höhnel» (Lectotypus: FH-Schifner).

Побеги слабые, светло- или ярко-зеленые, слабо блестящие в сухом состоянии, образуют рыхлые дерновинки или растут рассеянно среди других видов мхов.

Стебель 3—10(20) мм выс., светло-зеленый сверху, от светло- до темно-коричневого или красноватого внизу; рыхло облиственный до раставленно облиственного.

Сухие листья прилегающие, влажные листья прямоотстоящие до распростертых, 0.5—1.2(1.5) мм дл., 0.2—0.4 мм шир., ланцетные, заостренные (иногда внезапно), сверху зубчатые до цельнокрайных, с плоскими краями; жилка оканчивается ниже верхушки листа, у отдельных листьев достигает только 1/3—1/4 длины листа, у старых листьев в основании черноватая. Клетки пластинки листа линейно-прямоугольные, линейно-ромбоидальные или червеобразные, 40—95 мкм дл., 6—8 мкм шир.

Выводковые тела немногочисленные, произрастают по 1—3 в пазухе листа, в зрелом состоянии темно-бурые, красноватые до черноватых, непросвечивающие, 300—400(650) мкм дл., (60)80—150(300) мкм шир., от узко- до ширококонических, иногда овальные (отношение длины к ширине от 1.7 : 1 до 3.3 : 1), листочки в числе 2—6 узколанцетные, заостренные, расположены, как правило, в верхней части почки (рис. 5).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Архангельская обл.: г. Пинега, 9 VIII 1988, М. Игнатов (МНА). Ленинградская обл.: г. Луга, с. Ровное, 14 VI 1935 (LE). Вологодская обл.: пос. Сокол, р. Шоред, 22 IX 1990, М. Игнатов (МНА). Московская обл.: Одинцовский р-н, ст. Раздоры, 13 VI 1986, М. Игнатов (МНА); Дмитровский р-н, р. Волгуша, 26 VI 1987, М. Игнатов (МНА); Москва, Филевский парк, 30 VIII 1986, М. Игнатов (МНА); Ступинский р-н, ст. Белопесоцкая, 18 VII 1986, М. Игнатов (как *P. annotina*, МНА); Красногорский р-н, пос. Сабурово, 21 VII 1986, М. Игнатов (как *P. annotina*, МНА); Толдомский р-н, р. Дубна, 4 VII 1985, М. Игнатов (как *P. annotina*, МНА); Рузский р-н, р. Руза, 21 V 1986, М. Игнатов (как *P. annotina*, МНА); Люберецкий р-н, с. Лыткаркино, 11 VI 1987, М. Игнатов (МНА). Костромская обл.: гора Судиславль, 19 IX 1990, М. Игнатов (МНА); гора Унжа, 18 IX 1990, М. Игнатов (МНА). Орловская обл.: Хотынецкий р-н, пос. Льгов, 3 V 1992, Е. Вышегородский (как *P. drummondii*, LE).

Украина. Львовская обл.: пос. Перемишляни, 7 VIII 1967, К. Улычна (LW).

Сибирь. Тазовский п-ов: устье р. Лайяхи, 31 VII 1986, О. Ребристая (как *P. filum*, LE). Алтай: Шебалинский р-н, Семинский перевал, 1 VIII 1991, М. Игнатов (МНА).

Дальний Восток. Чукотка: р. Эргувеем, 6 VIII 1970, О. Афонина (LE).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка, Гренландия.

P. andalusica характеризуется конической формой выводковых почек с узколан-

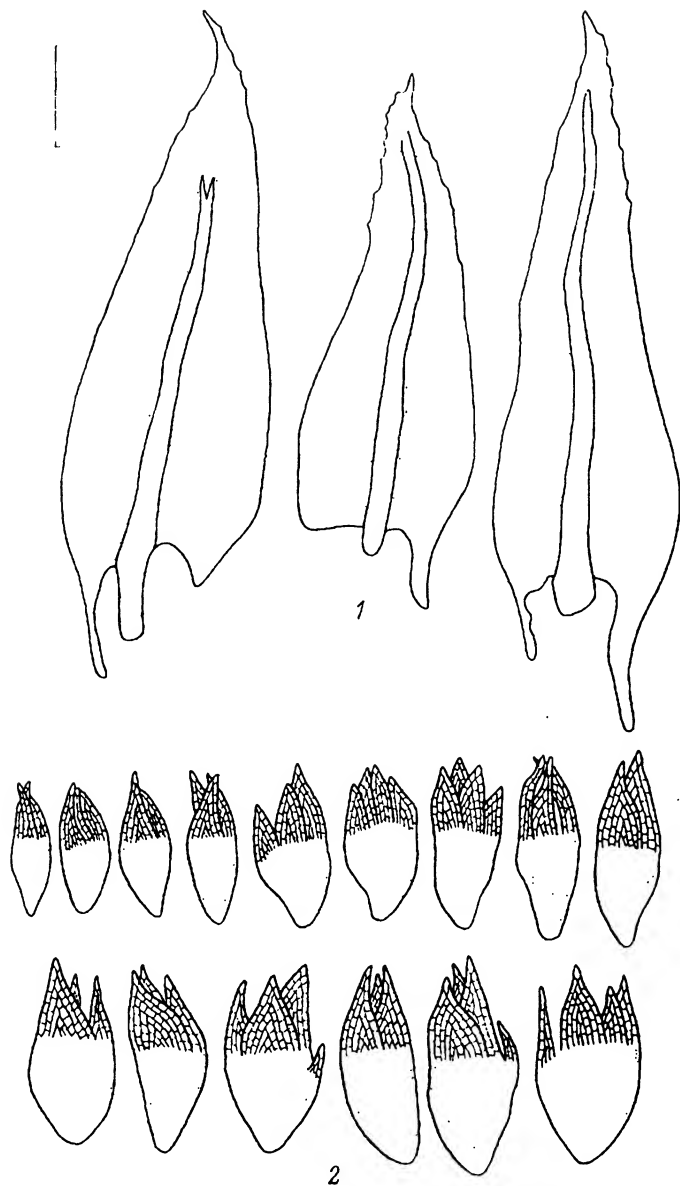


Рис. 5. *Pohlia andalusica*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

цветными заостренными листочками, возникающими по 1—3 в пазухе листа. У старых побегов *P. andalusica* могут оставаться крупные одиночные выводковые почки, и в таком случае этот вид легко спутать с *P. filum*. Различаются эти виды формой выводковых почек (округлая у *P. filum* и коническая у *P. andalusica*). Дополнительным признаком могут служить листочки выводковых почек: у *P. andalusica* по сравнению с *P. filum* листочки лучше развиты, более вытянутые, заостренные и занимают всю верхнюю часть почки. Иногда старые побеги *P. andalusica* трудно отличить от слабых побегов *P. drummondii*. Различие между этими видами см. под описанием *P. drummondii*.

Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst. 1904, Krypt. Fl. Brandenburg, 2 : 429. — *Webera bulbifera* Warnst. 1896, Bot. Centralbl. 66 : 230. — *Pohlia tenuifolia* (Schimp.) Moell. 1907, Bot. Notis.: 143. — *Webera annotina* var *tenuifolia* Schimp. 1876, Syn. ed. 2 : 401. — *Bryum pseudo-carneum* Kindb. 1900, Ottawa Naturalist, 14 : 88.

Тип: «Westpreussen...bei Marienfeld...von Grutter entdeckt» (Neotypus: NMW).

Побеги слабые, светло- или желто-зеленые, неблестящие или слабо блестящие (когда сухие) произрастают рассеянно среди других видов мхов, иногда образуют разреженные дерновинки.

Стебель (5)8—15(20) мм выс., сверху светло-зеленый, внизу от светло- до темно-коричневого; рыхло или разреженно облиственный.

Сухие листья прямоотстоящие, влажные листья распростерты до оттопыренных, 0.6—1.3 мм дл., 0.2—0.5 мм шир., ланцетные, заостренные до туповатых,верху зубчатые, с плоскими краями; жилка зеленая, изредка в основании буроватая, оканчивается ниже верхушки листа, реже в ней. Клетки листа удлинненно-прямоугольные или удлинненно-ромбоидальные, 50—85 мкм дл., (6)8—12(14) мкм шир.

Выводковые тела по 1—3 в пазухе листа, обильные, в зрелом состоянии желтоватые или светло-коричневые, полупросвечивающие, (130)180—250(400) мкм дл., 120(150)—300(350) мкм шир. (отношение длины к ширине от 1 : 1.2 до 1.8 : 1), сферические, округло-овальные до овальных (у образцов с Кольского п-ова часто вытянуты в длину); верхнюю часть почки образуют несколько тупых, вогнутых листочков, образующих подобие «домика» (рис. 6).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Кольский п-ов: Кандалакшский залив, о-в Олений, 29 VII 1988, О. Белкина (КРАВГ); Кандалакшский зал., Порья Губа, 13 VIII 1991, А. Лихачев (КРАВГ); окр. Туломского водохранилища, 7 VII 1989, А. Лихачев (КРАВГ); Лапландский заповедник, оз. Чуозеро, 16 VIII 1950, Р. Шляков (КРАВГ); гора Ионн-Ньюгоайв, 28 VII 1989, А. Лихачев (КРАВГ); гора Лавна-тундра, 5 VIII 1987, О. Белкина (КРАВГ); р. Поной, устье р. Мал. Лосинга, 27 VIII 1989, И. Чернядьева (ЛЕ); оз. Имандра, 27 VI 1990, М. Игнатов (МНА). Карелия: оз. Сончер, 25 VIII 1960, М. Раменская (ЛЕ); Калевальский р-н, оз. Куйто, 9 VIII 1970, Л. Волкова (ЛЕ); пос. Олонеч, 7 V 1970, Л. Волкова (ЛЕ); пос. Юшкозеро, 4 VII 1970, Л. Волкова (ЛЕ); пос. Хигозеро, 7 VIII 1970, Л. Волкова (ЛЕ); пос. Суоярви, 30 VII 1970, Л. Волкова (ЛЕ). Архангельская обл.: Пинежский заповедник, 3 VIII 1991, М. Игнатов (МНА). Ленинградская обл.: пос. Рошино, 25 VII 1953, А. Абрамов (ЛЕ); пос. Лисий Нос, 11 VI 1918, А. Еленкин (ЛЕ); р. Оредеж, 22 VII 1977, М. Боч (ЛЕ); Нижне-Свирский заповедник, 7 VIII 1989, Л. Волкова (ЛЕ). Московская обл.: пос. Черусти, 21 VII 1987, М. Игнатов (ЛЕ); пос. Рублево, 20 V 1990, М. Игнатов (ЛЕ); Толдомский р-н, 4 VII 1985, М. Игнатов (как *P. annotina*, МНА); Приокско-террасный заповедник, 23 IX 1988, М. Игнатов (МНА). Костромская обл.: р. Пышуг, 18 IX 1990, М. Игнатов (как *P. rothii*, МНА).

Латвия. Г. Рига, 19 IX 1901, J. Mikutowicz (LE).

Белоруссия. Березинский заповедник, р. Березина, 7 IX 1978, Г. Рыковский (MSK).

Украина. Броварский р-н: оз. Рыбное, 18 VIII 1947, Н. Щакина (КВНА). Иванковский р-н: с. Пилява, 16 X 1968, А. Бачурина (КВНА). Овручский р-н: Селезивское лесничество, 12 V 1973, Л. Партыка (КВНА). Новгород-Северский р-н: р. Смячка, 12 VI 1973, М. Бойко (КВНА). Репкинский р-н: р. Сож, 8 VII 1973, М. Бойко (как *P. annotina*, КВНА).

Сибирь. Полярный Урал, р. Собь, 15 VII 1988, И. Чернядьева (ЛЕ). П-ов Ямал: оз. Нгаранато, 2 VIII 1991, И. Чернядьева (ЛЕ); р. Сэбаяха, 26 VII 1992, И. Чернядьева (ЛЕ); оз. Юнто, 3 VIII 1993, И. Чернядьева (ЛЕ). Гыданский п-ов: р. Чугорьяха, 20 VII 1991, И. Чернядьева (ЛЕ). П-ов Таймыр: р. Пясина, пос. Кресты, 26 VII 1976, Н. Матвеева (ЛЕ). Красноярская обл.: плато Путорана, оз. Лама, 15 VII 1984, И. Чернядьева (ЛЕ). Томская обл.: Александровский р-н, село Новоникольское, 23 VIII 1988, Иощенко (как *P. drummondii*, LE).

Дальний Восток. О-в Врангеля: р. Неожиданная, 9 VIII 1985, А. Пуляев (ЛЕ). Чукотка: р. Амгума, 22 VI 1969, О. Афонина (ЛЕ); залив Лаврентия, 22 VIII 1975, О. Афонина (ЛЕ). Корякское нагорье: оз. Пикульнейское, 7 VIII 1986, Е. Кузьмина (ЛЕ). Камчатка: пос. Оссора, 28 VIII 1990, И. Чернядьева (ЛЕ). Амурская обл.: бассейн р. Зеи, оз. Токо, 12 VIII 1911, Н. Прохоров, О. Кузенева (ЛЕ).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка, Гренландия.

Pohlia bulbifera характеризуется сферическими выводковыми почками с вогнутыми листочками, образующими подобие «домика» на верхушке почки. Сильные побеги *P. bulbifera* с вытянутыми выводковыми почками можно иногда спутать с отдельными побегами *P. andrewsii*. Однако выводковые почки *P. andrewsii* всегда однородны, без развитых листочков, только с отдельными примордиальными выростами. Выводковые

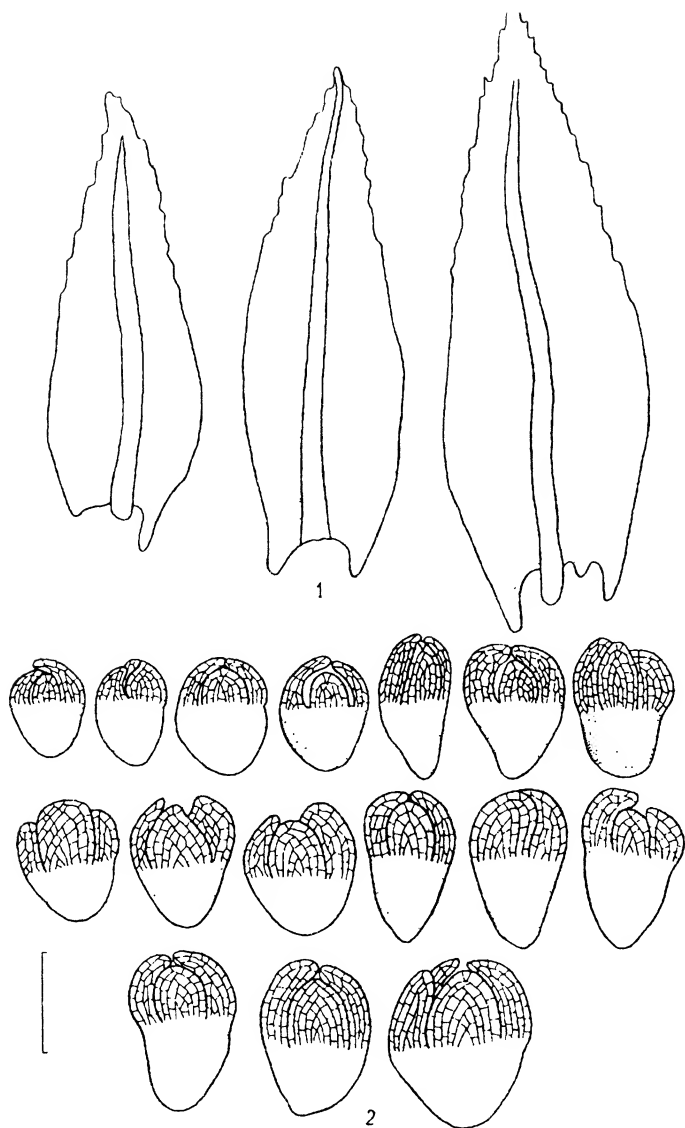


Рис. 6. *Pohlia bulbifera*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

почки *P. bulbifera* условно разделены на 2 половины — нижнюю (тело почки) и верхнюю (вогнутые развитые листочки). Разграничение *P. bulbifera* и *P. andalusica* обычно не вызывает затруднений. Выводковые почки *P. andalusica* в отличие от таковых *P. bulbifera* более темно окрашены, непросвечивающие, конической формы с острыми листочками.

Pohlia andrewsii Shaw, 1981, The Bryologist, 84 : 70.

Тип: «Canada, Yukon Territory, Dawson area, 19 VII 1979, Shaw, № 3619» (Holotypus: ALTA).

Побеги сильные, светло-зеленые, с сильным металлическим блеском в сухом состоянии, образуют густые или рыхлые дерновинки.

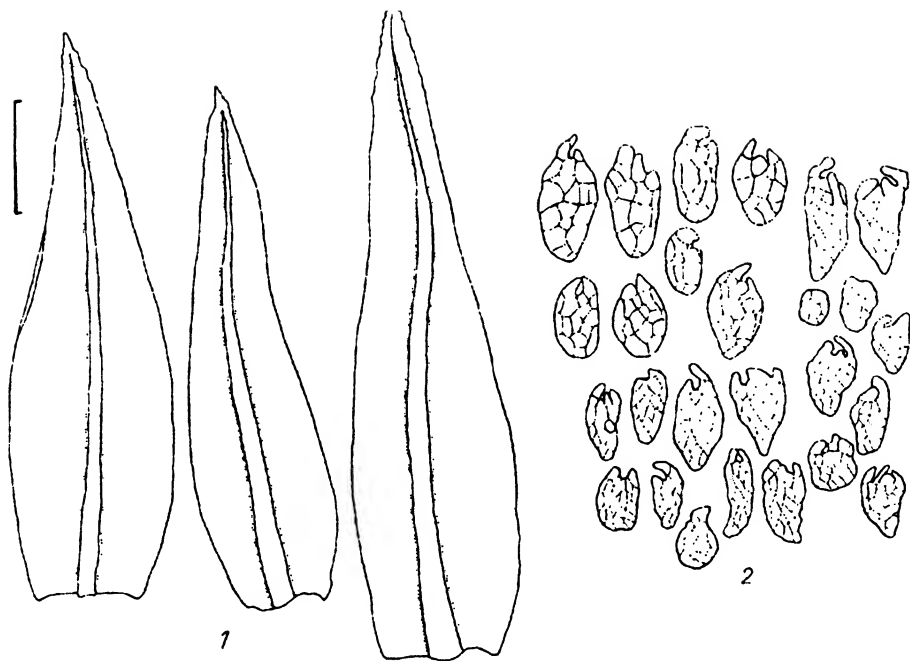


Рис. 7. *Pohlia andrewsii*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

Стебель 8—20(35) мм выс., сверху зеленый или желтый, внизу темно-бурый до темно-красного; густооблиственный.

Сухие листья черепитчатые, влажные листья прямоотстоящие, 7—15(20) мм дл., 3—5 мм шир., ланцетные до широколанцетных, килеватые, заостренные до туповатых, сверху зубчатые, иногда с частично отогнутым краем; жилка оканчивается ниже верхушки листа, у старых листьев в основании красноватая. Клетки пластинки листа удлинненно-прямоугольные или удлинненно-ромбоидальные, 40—70(80) мкм дл., 8—11 мкм шир.

Выводковые почки многочисленные в пазухе листа, в зрелом состоянии ярко-оранжевые, просвечивающие (отдельные крупные старые почки могут быть полупросвечивающими), 50—150(200) мкм дл., 40—80 мкм шир. (отношение длины к ширине от 1 : 1 до 3.5 : 1), округло-овальные до удлинненных, с 1—4 примордиальными выростами из 1—3 клеток или без них (рис. 7).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Кольский п-ов: гора Лавнатундра, 27 VII 1987, О. Белкина (КРАБГ); Хибин, оз. Вудъявр, 6 VII 1948, Р. Шляков (как *P. campitotricha*, LE); гора Юкспор, 27 VII 1947, Р. Шляков (КРАБГ). Республика Коми: Троицко-Печерский р-н, р. Елимы, 4 VIII 1986, Г. Железнова (как *P. prolifera*, SYKO). Башкирия: Белорецкий р-н, гора Малый Иремень, 31 VIII 1990, М. Игнатов (МНА).

Сибирь. Полярный Урал: р. Сось, 11 VII 1988, И. Чернядьева (LE). П-ов Ямал: оз. Нгаранато, 3 VIII 1991, И. Чернядьева (LE); р. Сэбаяха, 1 VIII 1992, И. Чернядьева (LE); оз. Юнто, 31 VII 1993, И. Чернядьева (LE). Гыданский п-ов: р. Чугорьяха, 14 VII 1991, И. Чернядьева (LE). П-ов Таймыр: р. Пясины, пос. Тарей, 20 VIII 1970, Л. Благодатских (как *P. campitotricha*, LE); р. Бикада, VII 1982, Е. Поспелова (МНА). Красноярская обл.: плато Путорана, оз. Аян, 8 VII 1983, И. Чернядьева (LE). Алтай: хр. Куркуре, 3 VII 1991, М. Игнатов (МНА); хр. Шапшал, пик Трехглавый, 19 VII 1990, Н. Золотухин (МНА); р. Козер, 7 VII 1990, Н. Золотухин (МНА); Телецкое оз., 13 VI 1989, М. Игнатов (МНА); р. Состуюк, 19 VI 1990, Н. Золотухин (МНА); р. Каракем, 25 VI 1989, М. Игнатов (МНА); р. Кайра, 17 VIII 1991, М. Игнатов (МНА); р. Камга, 7 VI 1989, М. Игнатов (МНА). Восточный Саян: верховья р. Тисса, 7 VIII 1990, А. Васильев (KRAS). Бурятия: Кабанский р-н, р. Выдринная, 24 VIII 1989, С. Казановский (КРАБГ). Якутия: низовья р. Индигирки, р. Шандрин, 19 VII 1974, О. Афонина (LE); Янский р-н, р. Кемюс, 9 X 1965, В. Перфильева (как *P. annotina*, SASY); Аллахов-

ский р-н, пос. Чекурдах, 4 VIII 1976, В. Перфильева (как *P. bulbifera*, SASY); хр. Полоусный, 5 VIII 1977, В. Перфильева (как *P. bulbifera*, SASY); Усть-Янский р-н, р. Ирчигээн, 3 VIII 1991, В. Перфильева (как *P. bulbifera*, SASY); Кобейский р-н, р. Ундюлюнг, 7 VII 1990, Е. Иванова (как *P. bulbifera*, SASY); Томпонский р-н, р. Томпо, 23 VII 1956, В. Иванова (как *P. bulbifera*, SASY); Булунский р-н, Быков Мыс, 12 VIII 1982, В. Захарова (как *P. prolifera*, SASY).

Дальний Восток. О-в Врангеля: бухта Сомнительная, 21 VI 1985, О. Афонина (LE); р. Тундровая, 30 VII 1985, О. Афонина (LE). Чукотка: пос. Пинакуль, 17 VIII 1969, О. Афонина (LE); пос. Инчоун, 2 VIII 1975, О. Афонина (LE); р. Гетлянен, 2 VIII 1976, О. Афонина (LE); пос. Нунлигаран, 26 VII 1970, О. Афонина (LE); р. Гильмилвеем, 2 VIII 1977, О. Афонина (LE); р. Амгуема, 21 VI 1969, О. Афонина (LE); мыс Краузе, 18 VII 1973, М. Белова (LE); пос. Лаврентия, 23 VIII 1969, О. Афонина (LE). Корякское нагорье: оз. Пикульнейское, 2 VIII 1986, О. Афонина (LE); р. Великая, 17 VII 1987, Е. Кузьмина (LE); р. Длинная, 12 VII 1993, Е. Кузьмина (LE).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка, Гренландия.

Pohlia andrewsii характеризуется сильными побегами с металлическим блеском, черепитчатыми листьями и ярко-оранжевыми выводковыми почками. Отдельные побеги *P. andrewsii* можно иногда спутать со старыми сильными побегами *P. annotina*. Но в отличие от *P. andrewsii* побеги *P. annotina* не бывают металлически блестящими и черепитчато облиственными. С другой стороны, выводковые почки *P. andrewsii* не имеют таких хорошо выраженных примордиальных выростов, как почки *P. annotina*. Отличие *P. andrewsii* от *P. camptotrachela* и *P. bulbifera* см. при описании двух последних видов.

Pohlia prolifera (Lindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell, 1894, Bot. Notis.: 54. — *Webera prolifera* Lindb. ex Breidl. 1891, Mitth. Naturwiss. Ver. Steiermark: 28. — *W. annotina* subsp. *prolifera* (Lindb. ex Breidl.) Amann, 1893, Rev. Bryol. 20 : 43.

Тип: «Bei Schwanberg: Trager Wald, 370 m...» (Lectotypus: GZU-Breidler).

Побеги сильные, светло-зеленые или желтоватые, в сухом состоянии блестящие, образуют плотные или рыхлые дерновинки.

Стебель 5—20(30) мм выс., сверху зеленый или желтый, внизу — бурый до красноватого; густо или рыхло облиственный.

Сухие листья — прилегающие, более или менее черепитчатые, влажные листья — прямоотстоящие, 0.6—1.4 мм дл., 0.3—0.6 мм шир., от узко- до овальноланцетных, слабо килеватые, сверху зубчатые, край листа иногда отогнут (особенно у кавказских образцов); жилка заканчивается ниже верхушки листа (иногда в ней), у старых листьев в основании буроватая. Клетки пластинок листа линейные или линейно-ромбоидальные, 60—110 мкм дл., 7—10 мкм шир.

Выводковые почки многочисленные, пучковидно скученные в пазухе листа, в зрелом состоянии желтые или светло-оранжевые, просвечивающие, (120)150—250(400) мкм дл., 30—80 мкм шир. (отношение длины к ширине от 3 : 1 до 10 : 1), веретеновидные, червеобразные до вытянуто-продолговатых, часто закрученные, с 1—3 примордиальными выростами или без них (рис. 8).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Земля Франца Иосифа: о-в Нортбрук, мыс Флора, 27 VII 1934, Л. Л. Савич-Любичкая (LE). Новая Земля: мыс Кармакулски, 3 IX 1901, О. Экстам (LE). О-в Колгуев: становище Бугрино, 29 VII 1935, Л. Л. Савич-Любичкая (LE). Кольский п-ов: Хибины, р. Вудьяворр, 27 VII 1947, Р. Шляков (LE); гора Юкспор, 7 VIII 1947, Р. Шляков (LE); р. Поной, устье р. Лебязья, 1 VIII 1989, И. Чернышева (LE); гора Ионн-Ньюгоайв, оз. Реппъявр, 24 VII 1990, А. Лихачев (КРАВГ); Ловозерские горы, гора Нинчурт, 14 VII 1983, О. Белкина (КРАВГ); Кандалакшский залив, о-в Ряжков, 5 VIII 1988, О. Белкина (КРАВГ); Кандалакшский залив, Порья губа, 14 VIII 1991, А. Лихачев (КРАВГ); Кандалакшский залив, о-в Олений, 29 VII 1988, А. Лихачев (КРАВГ); Туломское водохранилище, 20 VII 1989, А. Лихачев (КРАВГ); оз. Имандрва, 27 VI 1990, М. Игнатов (МНА). Карелия: оз. Сегозеро, о-в Сондальский, 8 VI 1921, Л. Савич-Любичкая (LE); г. Повенец, 26 VI 1924, Л. Савич-Любичкая (LE); Калевальский р-н, пос. Юшкозеро, 4 VIII 1970, Г. Вьюнова (LE); р. Водла, 30 VIII 1976, Л. Волкова (LE); Лоухский р-н, оз. Сокол, 18 VII 1977, Л. Волкова (LE). Архангельская обл.: Пинежский заповедник, р. Сотка, 2 VIII 1988, М. Игнатов (МНА). Ленинградская обл.: о-в Валаам, 7 VI 1966, А. Абрамова (LE); Лужский р-н, г. Сербино, 29 VII 1928, С. Ганешин (LE); р. Оредеж, 22 VII 1977, М. Боч (LE). Республика Коми: р. Цильма, 26 VII 1973, Г. Железнова (SYKO); р. Мыла, 1 VII 1973, Г. Железнова (SYKO); р. Волосница, пос. Летка, 11 VI 1971, Г. Железнова (SYKO); р. Беляя Келва, 21 VII 1975, Г. Железнова (SYKO); р. Улюю, 16 VI 1985, Г. Железнова (SYKO); Усть-Куломский р-н, д. Югдытдор, 24 VI 1982, Г. Железнова (SYKO). Московская обл.: г. Москва, Филевский парк,

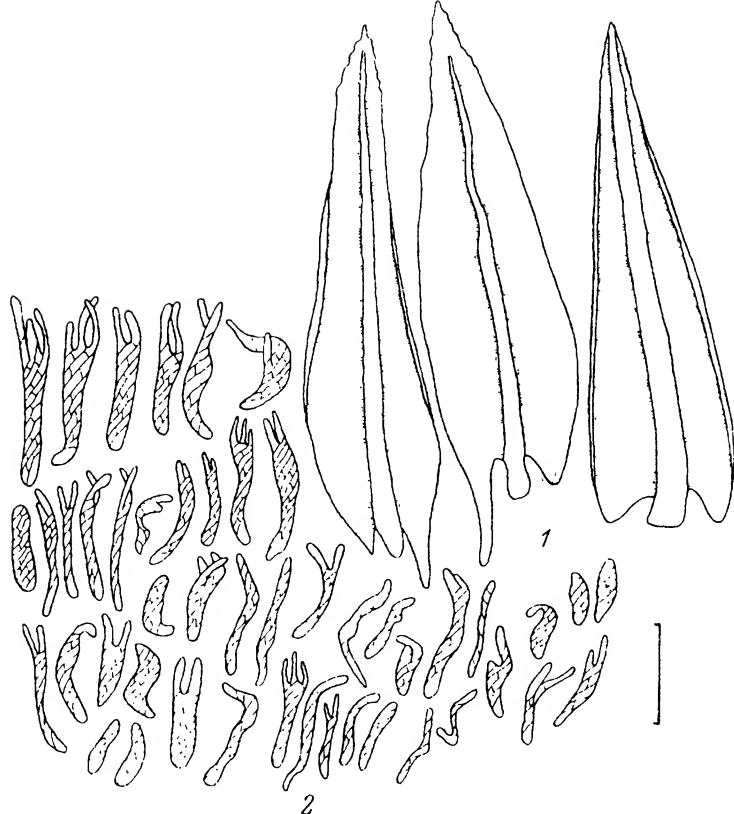


Рис. 8. *Pohlia prolifera*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

21 IX 1986, М. Игнатов (МНА); пос. Лытаркино, 19 VII 1989, М. Игнатов (МНА). Башкирия: Белорецкий р-н, гора Малый Иремень, 31 VIII 1990, М. Игнатов (МНА).

Латвия. Г. Сигулда, Н. Малта (LE).

Кавказ. Аджария: гора Мтирала, 21 VI 1961, А. Абрамов (LE). Центральный Кавказ: р. Терек, 31 VI 1953, И. Дылевская (LE).

Сибирь. Полярный Урал: р. Собь, 15 VII 1988, И. Чернядьева (LE). Средний Урал: гора Басеги, 5 VI 1994, М. Игнатов (МНА). П-ов Ямал: р. Сэбаяха, 24 VII 1992, И. Чернядьева (LE); оз. Нгаранато, 12 VIII 1992, И. Чернядьева (LE); оз. Юнто, 4 VIII 1993, И. Чернядьева (LE). Гыданский п-ов: р. Чугорьяха, 16 VII 1991, И. Чернядьева (LE). Тазовский п-ов: р. Лайяха, 31 VII 1986, О. Ребристая (LE); устье р. Таз, 26 VII 1913, Р. Поле (LE). Западно-Сибирская низменность: р. Ляпин, устье р. Шукурья, 14 VIII 1950, И. Кильдюшевский (LE). П-ов Таймыр: р. Новая, урочище Ары-Мас, 5 VII 1972, Б. Норин (LE); р. Верхняя Таймыра, 15 VIII 1988, Л. Бардунов (LE); пос. Кресты, 24 VI 1976, Н. Матвеева (MSK); р. Убойная, 10 VIII 1981, Н. Матвеева (МНА). Красноярская обл.: плато Путорана, оз. Аян, 22 VII 1983, И. Чернядьева (LE); оз. Хантайское, 18 VI 1914, П. Матвеев (LE). Алтай: р. Кайра, 16 VIII 1991, М. Игнатов (МНА); р. Каракем, 18 VI 1989, М. Игнатов (МНА). Новосибирские о-ва: о-в Столбовой, р. Байджарачная, 7 VIII 1956, Р. Сиско (LE); о-в Беннета, ледник Зеберга, 5 VII 1987, А. Крусанов (LE). Якутия: Нижнеколымский р-н, о-в Каменка, 21 VII 1975, Н. Степанова (LE); Нижнеколымский р-н, устье р. Чукочь, 17 VIII 1970, Ю. Рыкова (SASY); Кобяйский р-н, р. Ундюлюнг, 7 VII 1990, Е. Иванова (SASY); Булунский р-н, Быков мыс, 12 VIII 1982, В. Захарова (SASY); Анабарский р-н, пос. Саскылах, 30 VII 1981, Н. Степанова (SASY); низовья р. Индигирки, р. Шандрин, 17 VII 1974, О. Афонина (LE). Южное Прибайкалье: пос. Панкой, 14 VIII 1989, С. Казановский (как *P. gracillima*, LE).

Дальний Восток. О-в Врангеля: р. Неизвестная, 16 VIII 1987, Н. Секретарева (LE). Чукотка: р. Амгусма, 19 VIII 1970, О. Афонина (LE); залив Креста, пос. Эгвекиног, 18 VIII 1977, О. Афонина (LE); залив Лаврентия, мыс Яндогай, 22 VIII 1975, О. Афонина (LE); пос. Лаврентия, 3 VIII 1969, О. Афонина (LE); пос. Инчоун, 3 VIII 1975, О. Афонина (LE); р. Гетлянен, 2 VIII 1976, О. Афонина (LE); о-в Аракамчечен, 11 VIII 1976, О. Афонина (LE). Корякское нагорье: р. Великая, 17 VII 1987, Е. Кузьмина (LE); оз. Пикульнейское, 13 VIII 1986, Е. Кузьмина (LE). П-ов Камчатка: гора Авачинская,

25 VIII 1928, R. Makuse (LE). Приморский край: Хасанский р-н, мыс Льва, 14 IX 1985, М. Игнатов (МНА); Партизанский р-н, пос. Лозовой, 15 IX 1979, Л. Бардунов (как *P. gracillima*, VLA). Хабаровский край: Аяно-Майский р-н, оз. Алеутское, 21 VIII 1989, В. Черданцева (VLA).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка.

Pohlia prolifera характеризуется сильными блестящими побегами и веретеновидными пучковидно-скупенными выводковыми почками. Слабые побеги *P. prolifera* можно спутать с побегами *P. annotina*, если у последнего вида преобладают вытянутые выводковые почки. Различие этих двух видов см. при описании *P. annotina*.

Pohlia annotina (Hedw.) Lindb. 1879, Musci Scand: 17. — *Bryum annotinum* Hedw. 1801, Spec. Musc.: 353. — *Pohlia grandiflora* H. Lindb. 1900, Medd. soc. F. Fl. Fenn. 25 : 41. — *Webera annotina* (Hedw.) Fuern. 1829, Flora, 12 (Ergbl. 2): 35. — *Pohlia prolifera* var. *tenella* (Schiffn.) Herz. 1910, Bibloith. Both. 73 : 17. — *Webera commutata* var. *avimontana* Roth, 1904, Eur. Laubm. 2 : 27. — *Pohlia bulbifera* var. *avimontana* (Roth) Warnst. ex Podp. 1954, Consp.: 341.

Тип: «Habitat locis arenosis argillosis humidis...aquis stagnans continentes Germaniae» (Lectotypus: G-Hedw., Schwaegr.).

Побеги слабые, светло- или желто-зеленые, в сухом состоянии неблестящие, растут рассеянно среди других видов мхов, редко образуют разреженные дерновинки.

Стебель (5)8—12(15) мм выс., в верхней части светло-зеленый, в нижней — от светло- до темно-коричневого, рыхло облиственный.

Листья прямоотстоящие, 0,8—1,4 мм дл., 0,3—0,5 мм шир., ланцетные до широколанцетных, заостренные до туповатых, зубчатые, край листа иногда частично отогнут; жилка заканчивается ниже кончика листа или в нем, в основании старых листьев коричневая. Клетки пластинки листа линейные, линейно-ромбоидальные или червеобразные, 60—110 мкм дл., 6—9 мкм шир.

Выводковые почки многочисленные в пазухе листа, в зрелом состоянии от светло-желтых до оранжевых, просвечивающие (отдельные крупные старые почки бывают полупросвечивающими), (150)250—400(600) мкм дл., 50—100(200) мкм шир. (отношение длины к ширине от 2 : 1 до 8 : 1), вариабельны по форме — от продолговатых и яйцевидных до веретеновидных, обычно имеют на верхушке почки от 2 до 5 примордиальных выроста из 3—8 клеток, оттопыренных в разные стороны. У крупных хорошо развитых почек примордиальные выросты могут иметь вид маленьких листочков из 2—3 рядов клеток (рис. 9).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Карелия: пос. Матросы, 21 VIII 1984, Л. Волкова (LE). Архангельская обл.: р. Уса, 28 VIII 1905, Р. Поле (LE). Московская обл.: Дмитровский р-н, р. Волгуша, 26 VI 1989, М. Игнатов (МНА); Клинский р-н, пос. Высоковы, 21 VII 1988, М. Игнатов (МНА); Шатурский р-н, пос. Кривандино, 4 VII 1987, М. Игнатов (МНА); Рузский р-н, пос. Ожигово, 13 VII 1987, М. Игнатов (МНА); Одинцовский р-н, ст. Раздоры, 10 X 1991, М. Игнатов (МНА); Егоровский р-н, пос. Леоново, 15 VII 1988, М. Игнатов (как *P. andalusica*, МНА); Люберецкий р-н, пос. Лытаркино, 11 VI 1987, М. Игнатов (как *P. andalusica*, МНА). Владимирская обл.: дер. Адино, 29 IX 1913, М. Назаров (LE). Костромская обл.: Судиславский р-н, 19 IX 1990, М. Игнатов (как *P. prolifera*, МНА). Горьковская обл.: Арзамасский р-н, с. Старая Пустынь, 16 VI 1980, Ю. Воробьев (MSK).

Белоруссия. Березинский заповедник: р. Березина, 7 VIII 1978, Г. Рыковский (MSK). Брагинский р-н: д. Карловака, 15 VIII 1984, О. Масловский (MSK).

Украина. Овруцкий р-н: р. Жалобницы, 14 V 1973, Л. Партыка (KWHN). Новгород-Северский р-н: р. Смачки, 2 VI 1973, М. Бойко (KWHN).

Сибирь. Алтай: Алтайский заповедник, 15 VI 1989, М. Игнатов (МНА).

Дальний Восток. Камчатка: Южно-Камчатский заказник, Кошелевский вулкан, 31 VII 1990, И. Чернядзева (LE); Южно-Камчатский заказник, устье р. Холодной, 11 VIII 1990, И. Чернядзева (LE).

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка.

Pohlia annotina характеризуется слабыми неблестящими побегами, выводковыми почками разнообразной формы с несколькими оттопыренными примордиальными выростами. При определении материала часто возникают сложности в отграничении *P. annotina* от *P. prolifera* и *P. camptotrachela*. *P. prolifera* отличается от *P. annotina* более сильными блестящими побегами, часто густо облиственными. Выводковые

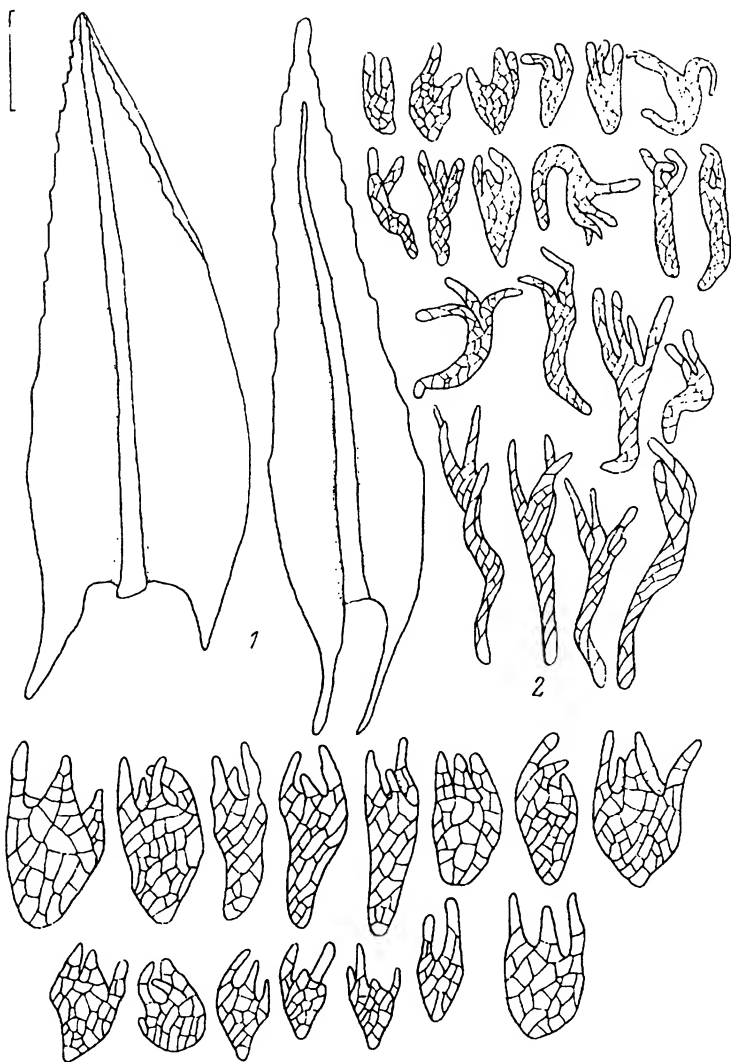


Рис. 9. *Pohlia annotina*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

почки *P. prolifera* узковеретеновидные или червеобразные, собраны в скученные пучки. У *P. annotina* побеги более слабые, рыхло облиственные, выводковые почки часто имеют овальную или яйцевидную форму, расположены на стебле более разреженно. Отличие *P. annotina* от *P. camptotrachela* см. при описании последнего вида.

Pohlia camptotrachela (Ren. et Card.) Broth. 1903, Engler et Prantl, Nat. Pfl. 1, 3 : 552. — *Webera camptotrachela* Ren. et Card. 1888, Bot. Gaz. 13, 8 : 199.

Тип: «California a cl. Lesquereux communicata» (Isotypus: NY).

Побеги очень слабые, светло-зеленые, в сухом состоянии неблестящие, произрастают рассеянно на мелкоземке или среди других мхов, изредка образуют разреженные дерновинки.

Стебель 3—10(15) мм выс., сверху зеленый, внизу желтовато-коричневатый или красноватый, разреженно облиственный.

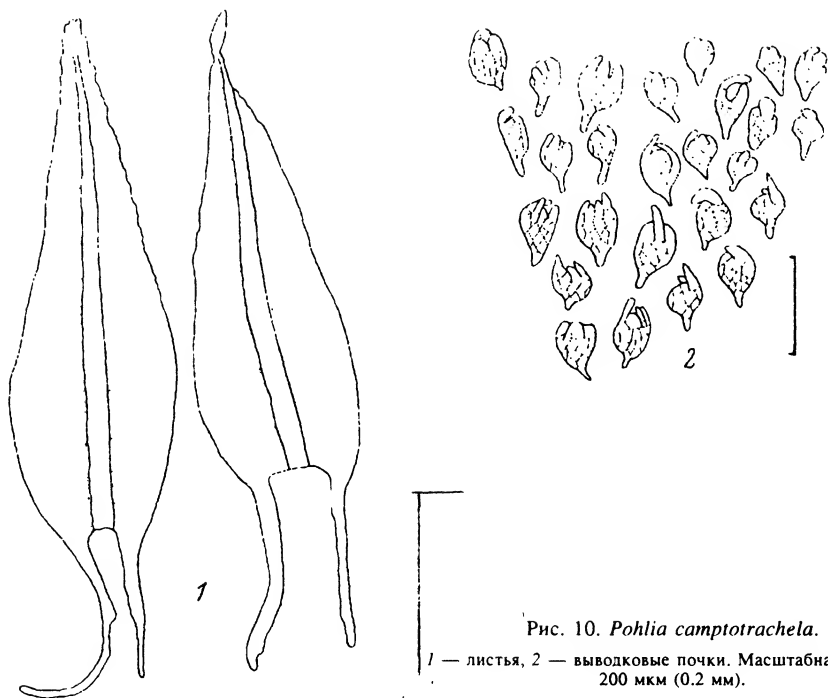


Рис. 10. *Pohlia camptotrachela*.

1 — листья, 2 — выводковые почки. Масштабная линейка: 200 мкм (0.2 мм).

Сухие листья прямоотстоящие до распростертых, влажные листья оттопыренные, 0.4—1.2(1.4) мм дл., 0.2—0.4 мм шир., ланцетные, заостренные до туповатых, в верхней части зубчатые до цельнокрайних, край листа плоский; жилка оканчивается ниже верхушки листа, зеленая. Клетки пластинки листа удлинненно прямоугольные, удлинненно ромбоидальные до линейных, 50—90 мкм дл., 7—10 мкм шир.

Выводковые почки многочисленные в пазухе листа, в зрелом состоянии желтые или светло-оранжевые, просвечивающие, 60—150(170) мкм дл., 50—80(100) мкм шир. (отношение длины к ширине от 1 : 1 до 1.5 : 1); округлые до овальных, с 1—3 примордиальными выростами из 1—3 клеток или без них, к стеблю часто прикрепляются маленьким «стебельком» из 1—3 клеток (рис. 10).

Исследованные образцы.

Европейская часть России. Ленинградская обл.: Шуваловский торфяник, 1938, Л. Савич (как *P. grandiflora*, LE); Нижне-Свирский заповедник, 8 VIII 1989, Л. Волкова (LE). Московская обл.: Химкинский р-н, пос. Юрово, 5 VIII 1986, М. Игнатов (МНА); Лотошинский р-н, пос. Немки, 20 VII 1988, М. Игнатов (как *P. bulbifera*, МНА).

Украина. Карпаты: Черногора, 12 VIII 1960, К. Улычна (как *P. annotina*, LWS).

Распространение. Европа, Азия (Китай, Япония), Северная Америка.

Pohlia camptotrachela характеризуется очень слабыми неблестящими побегами и мелкими овально-округлыми выводковыми почками. По форме выводковых почек *P. camptotrachela* сходен с *P. andrewsii*, но для последнего вида типичны сильные черепитчато облиственные побеги с металлическим блеском. Выводковые почки *P. andrewsii* более крупные, в зрелом состоянии ярко-оранжевые. По внешнему облику побеги *P. camptotrachela* похожи на мелкие побеги *P. annotina*, однако в отличие от последнего вида у *P. camptotrachela* выводковые почки только округлые или овальные, не бывает удлинненных и веретеновидных почек, примордиальные выросты развиты слабо.

В заключение выражаю глубокую благодарность О. М. Афониной за ценные советы и замечания.

- Абрамова А. Л., Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 715 с.
- Афоница О. М. Заметки о мхах Чукотки. 1. Виды рода *Pohlia* (*Bryaceae*) с выводковыми почками // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 102—106.
- Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 208 с.
- Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української ССР. Т. 3. Андріїві, брієві. Київ, 1989. 176 с.
- Вірченко В. М. Пропагулоносні Полії (*Bryaceae*, *Musci*) у флорі України // Укр. бот. журн. 1995. Т. 52. № 4. С. 495—501.
- Лазаренко А. С. Определитель листовных мхов Украины. Киев, 1955. 468 с.
- Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.
- Шляков Р. Н. О виде *Pohlia torrentium* (L. Hag.) Broth. // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 211—213.
- Arts T. A reappraisal of the propaguliferous of the *Pohlia annotina* — complex in Belgium and the Grand Duchy of Luxembourg // Bryology and lichenology in Belgium. 1990. N 12. P. 20—37.
- Bruch P., Schimper W., Gumbel T. Bryologia Europea, seu genera muscorum europaeorum monographice illustrata. IV. Stuttgart, 1836—1851.
- Czernyadjeva I. V., Ignatov M. S. *Pohlia andrewsii* J. Shaw in the USSR // J. Bryol. 1991. Vol. 16. P. 581—587.
- Lewis K., Smith A. J. E. Studies on some bulbiliferous species of *Pohlia* section *Pohliella*. I. Experimental investigations // J. Bryol. 1977. Vol. 9. N 1. P. 39—56.
- Lewis K., Smith A. J. E. Studies on some bulbiliferous species of *Pohlia* section *Pohliella*. II. Taxonomy // J. Bryol. 1978. Vol. 10. N 1. P. 9—27.
- Nordhorn-Richter G. *Pohlia andrewsii* in the European Alps // J. Bryol. 1984. Vol. 13. N 1. P. 15—18.
- Ochi H. A revision of the *Bryaceae* in Japan and the adjacent regions // Publ. Biol. Inst., Fac. Liberal Arts, Tottori Univ. 1959. P. 1—124.
- Satiaux A., Arts T. *Pohlia andalusica* (Hohn.) Broth. (*Bryaceae*), new for the Belgian moss flora // Dumortiera. 1989. N 43. P. 14—17.
- Shaw A. J. *Pohlia andrewsii* and *P. tundrae*, two new arctic-alpine propaguliferous species from North America // The Bryologist. 1981a. Vol. 84. N 1. P. 65—74.
- Shaw A. J. A taxonomic revision of the propaguliferous species of *Pohlia* (*Musci*) in North America // J. Hattori Bot. Lab. 1981b. Vol. 50. P. 1—51.
- Shaw A. J. *Pohlia* Hedw. (*Musci*) in North and Central America and the West Indies // Contr. Univ. Michigan Herb. 1982. Vol. 15. P. 219—295.
- Wilczek R., Demaret F. Les *Pohlia* propagulifères de Belgique (*Bryaceae*) // Bull. Jar. Bot. Nat. Bel. 1970. Vol. 40. P. 405—422.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 III 1996

SUMMARY

Nine species of the genus *Pohlia* from Russia and the neighbouring countries are found, *P. andalusica*, *P. andrewsii*, *P. annotina*, *P. beringiensis*, *P. bulbifera*, *P. camptotrachela*, *P. drummondii*, *P. filum*, *P. prolifera*. Key to identify these species is presented. Description and illustrations of these species are provided. The list of specimens examined is given.

© Р. В. Камелин, Г. А. Лазьков

ДВА НОВЫХ ВИДА С ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

R. V. KAMELIN, G. A. LAZKOV. TWO NEW SPECIES FROM THE WESTERN TIEN SHAN

Описаны 2 новых вида с Западного Тянь-Шаня — *Pyrethrum brachanthemoides* и *Convolvulus grigorjevii*.

Во время экспедиции 1996 г. по киргизской части Западного Тянь-Шаня одним из авторов статьи совместно с сотрудниками ботанического сада Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова М. Г. Пименовым и Е. В. Ключковым были собраны образцы двух новых видов, описания которых приводятся далее.

***Pyrethrum brachanthemoides* R. Kam. et Lazkov sp. nov.**

Suffrutex ad 20—25 cm alt., ramis alte lignescentibus pallide cinereis. Folia simpliciter pinnata, laciniata, laciniis teretiusculis linearibus pilis eglandulosis mollibus 2—3 mm lg. haud dense obsita, viridia, in axillis fasciculum pilorum gerentia. Rami hornotini floriferi ad medium foliosi, monocephali, superne subcostati, pilis eglandulosis mollibus longis sparse, sub calathidiis brevioribus densius tecti. Calathidia 3—3.5 cm in diam. Involucri hemisphaerici imbricati phylla exteriora triangulari-lanceolata, acuta, superne angustissime paleaceo-marginata (margine inaequicristata), extus ochraceo-brunnescentia, pilis eglandulosis longis et glandulosis minutis sessilibus obsita, interiora oblonga, superne in appendicem latam membranaceam cristatim dilaceratam subsyringeo-violaceam abeuntia. Receptaculum convexum tuberculatum glabrum. Flores ligulati albi, ligula sat lata ad 1 cm lg., stigmatis minus evolutis, tubulosi lutei, corolla glandulis sessilibus minutis tecta. Antherae apice acuminatae, filamentis sub antheris manifeste dilatatis. Achenia (immatura) 3—3.5 mm lg., longitudinaliter 5-costata, glabra. Pappus corona ad 1 mm lg. in lacinias superne inaequidentatas oblongas, aequilongas ad basin dissecta praeditus.

Typus: «Kirghizia, jug. Baubaschata, in angustiis fl. Bekeczal prope ostium in denudationibus gypsaceis, 11 VI 1996, N 124, M. G. Pimenov, E. V. Kliuikov, G. A. Lazkov» (LE, iso — MW, FRU).

Affinitas. Species valde propria, nulli affinis. Plantas in Caucaso et Asia Anteriore vigentes, ad *Xylopyrethrum* Tzvel. pertinentes in mentem revocat, sed ramis magis lignescentibus necnon indumento simplici molli differt. A plantis vero in Asia Media vigentibus et ad *Richteria* (Kar. et Kir.) Tzvel. pertinentibus, quibus similis est, ramis magis lignescentibus is et involucri phyllis interioribus late membranaceo-appendiculatis facile distinguitur. Habitu species proprias *Trichanthemidis* (olim *Pyrethri* — *P. tianschanicum* Krasch.) imitatur.

Полукустарник до 20—25 см выс., со светло-серыми высоко одревесневающими ветвями. Листья простоперистые, со слегка вальковатыми линейными долями, негусто опушенные мягкими нежелезистыми волосками 2—3 мм дл., зеленые, в пазухах с пучком волосков. Цветоносные побеги текущего года до половины олистенные, одноглавые, в верхней части слегка ребристые, рассеянно опушенные длинными мягкими, под корзинкой — более короткими и густыми нежелезистыми волосками. Корзинки 3—3.5 см в диам. Обертка полушаровидная, черепитчатая. Наружные листочки обертки треугольно-ланцетные, острые, в верхней части очень узкоопушенные окаймленные (с неровным гребенчатым краем), охристо-светло-коричневые, опушенные снаружи длинными нежелезистыми волосками и мелкими сидячими железками. Внутренние листочки обертки продолговатые, в верхней части переходят в широкий перепончатый, гребенчато разорванный сиреневато-фиолетовый придаток. Цветоложе выпуклое, бугорчатое, голое. Язычковые цветки белые, с относительно широким отгибом до 1 см дл., с менее развитыми рыльцами. Трубочатые цветки желтые с

венчиком, покрытым мелкими сидячими железками. Пыльники на верхушке заостренные, на нитях под пыльником с заметным расширением. Семянки (незрелые) 3—3.5 мм дл., с 5 продольными ребрами, голые. Коронка паппуса до 1 мм дл., до основания рассеченная на равные по длине, продолговатые, в верхней части неравнозубчатые доли.

Тип: «Киргизия, хр. Баубашата, ущ. р. Бекечал близ устья, пестроцветные обнажения, 11 VI 1996, № 124, М. Г. Пименов, Е. В. Ключиков, Г. А. Лазьков» (LE, iso — MW, FRU).

Родство. Близкого родства в роде *Pyrethrum*, по-видимому, не имеет. Формально может сближаться, с одной стороны, с кавказско-переднеазиатской группой *Xylopyrethrum* Tzvel., от видов которой отличается прежде всего более мощным одревеснением и простыми мягкими волосками в опушении, с другой стороны, со среднеазиатской группой *Richteria* (Kar. et Kir.) Tzvel., от видов которой легко отличается мощным одревеснением и развитием широкоперепончатых придатков на внутренних листочках обертки. Обликом более схож с особой группой рода *Trichanthemis* (ранее рассматриваемой в составе рода *Pyrethrum* — *P. tianschanicum* Krasch.).

***Convolvulus grigorjevii* R. Kam. (Sect. *Rigidiramea* V. Petr.).**

Suffruticulus pumilus, 15—20 cm alt., subpulvinatus, ramis numerosis lignescentibus, partim vix spinescentibus. Caules hornotini floriferi, herbacei, dense adpresse pilosi, sericei, 8—10 cm lg. Folia angustissime lineari-oblongeolata, plana, apice obtusiuscula, 10—15 (inferna ad 35!) mm lg., 0.5—1.5 mm lt., dense adpresse sericeo-pilosa. Flores terminales solitarii vel 2—4 capitati ex axillis supremis orti, foliis floralibus longioribus praediti. Calyx 6—9 mm lg., dense subadpresse hirsutissimus, sepalis ellipticis, vix acutis. Corolla extus lineatim sericeo-tomentosa, 18—25 mm lg., rosea. Ovarium hirtum.

Typus: «Kirghizia, prov. Dzhelalabad, declive boreale jugi Ferganensis, vallis fl. Karassu supra ostium fl. Schaldyrak, 41° 37' lat. bor., 73° 07' long. orient. 1690 m s. m., 9 VI 1996, N K96, M. G. Pimenov, E. V. Kliukov, G. A. Lazkov» (LE, iso — MW, FRU).

Affinitas. *Convolvulo krauseano* Regel et Schmalh. proximus, sed foliis planis (nec sulcatis), floribus binis-quaternis subcapitatis, roseis (nec albis) et habitu subpulvinato valde differt. A *C. spinifero* M. Pop. (Sect. *Acanthoclada* Boiss.) ramis lignosos non rigide spinescentibus valde distat.

Species in honorem Y. S. Grigorjevii, florum Asiae Mediae investigatoris celeberrimi nominatur.

Низкий подушковидный полукустарничек 15—20 см выс. с многочисленными одревесневающими ветвями, часть из которых слегка колючие. Однолетние цветоносные стебли травянистые, густо прижато шелковисто опушенные, 8—10 см дл. Листья очень узколинейно-обратноланцетные, плоские, на верхушке туповатые, 10—12 (ниже до 35!) мм дл., 0.5—1.5 мм шир., густо прижато шелковисто опушенные. Цветки на верхушках стеблей одиночные или по 2—4 выходят из верхних пазух, образуя головку, с длинными прицветными листьями. Чашечка 6—9 мм дл., густо полуприжато жестковолосистая с эллиптическими, слегка островатыми чашелистиками. Венчик снаружи с полосками шелковистого войлока, 18—25 мм дл., розовый. Завязь жестковолосистая.

Тип: «Киргизия, Джелалабадская обл., северный склон Ферганского хр., долина р. Карасу выше устья р. Шалдырак, 41° 37' с. ш., 73° 07' в. д., 1690 м над ур. м., 9 VI 1996, № K96, М. Г. Пименов, Е. В. Ключиков, Г. А. Лазьков» (LE, iso — MW, FRU).

Паратип (paratypus): Киргизия, «Ошская обл., Наукатский р-н, хр. Алайский, предгорья, урочище Кара-Таш близ с. Беш-Бурхан, юго-восточный склон, злаково-разнотравная степь, цвет цветка темно-розовый, 2 VII 1964, Р. А. Айдарова, Н. В. Горбунова» (LE).

Родство. Наиболее близок *C. krauseanus* Regel et Schmalh., но отличается плоскими (не бороздчатыми) листьями; цветками, собранными по 2—4 в головку,

розовыми (не белыми) и подушковидным габитусом. От *C. spinifer* M. Pop. сильно отличается деревянистыми, не жестко колючими ветвями.

Вид назван в честь Ю. С. Григорьева, известного исследователя флоры Средней Азии.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 II 1997

УДК 582.683.2

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© М. С. Князев

НОВЫЙ ВИД РОДА *CLAUSIA* (*BRASSICACEAE*)

M. S. KNJASEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CLAUSIA* (*BRASSICACEAE*)

Проведено описание нового вида *Clausia agideliensis* из Башкирии.

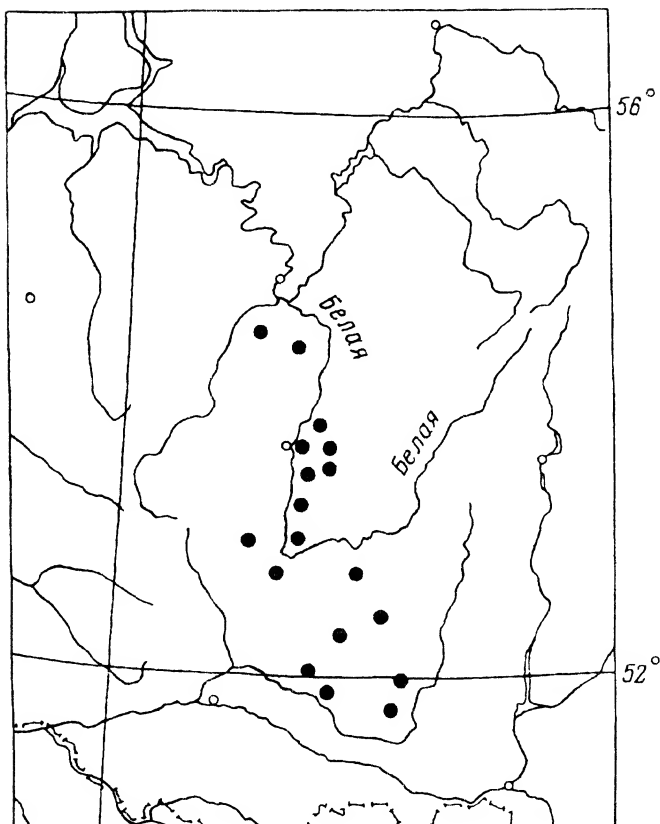
***Clausia agideliensis* Knjasev sp. nov.** — Клаузия агидельская.

Planta perennis 10—35 cm alt., glandulis minimis, sessilibus vel subsessilibus et pilis longis, rubibus, patentibus vestita; caules floriferi (1—2 in rosula) erecti, foliosi, simplices vel interdum ramosi; caules steriles (in numero 1—2) prostrati, 2—4 mm crass., aliquanto lignescentes apice rosulantes; folia rosularia et caulina inferiora oblonga, 3—6 cm lg., 3—12 mm lt., basi in petiolum alatum sensim attenuata, caulina superiora subsessilia. Racemus sub anthesi subcorymbiformis, post anthesin valde elongatus ad 10—15 cm lg.; sepala 7—9 mm lg., sparsiglandulosa et apice pilosa, margine albo-membranacea, 2 — lateralia basi saccata; petala alba, margine palide rosea, 12—19 mm lg., 4—8 mm lt., unguiculo calyce paulo longiore, limbo ovato, apice submarginato. Siliquae 3.5—6 cm lg., 1.5 mm lt., glabrae, aliquanto torulosae et sulcatae, compressae, rectae vel paulo curvatae; laciniae stygmatis tota longitudine semper arcte cohaerentes; pedicelli fructificatione incrassati, erecto-patentes, 6—8 mm lg., 0.75—1 mm lt. Semina brunnea, anguste alata, plana, circumscriptione orbiculato-quadrangularia, 1.75—2.5 mm lg., 1 mm lt. Fl. V—VIII.

Typus: Baschkiria, oppidum Sterlitamak, mons (schihan) Jurak-Tau, 14 VII 1980, M. Knjasev (LE).

Affinitas. Species *Clausiae apricae* (Steph.) Korn.-Trotz. proxima a qua petalis albis margine palide-roseis, glandulis subsessilibus (nec stipitatis), laciniiis stigmatis tota longitudine arcte cohaerentibus (nec divergentibus) differt.

Многолетнее растение 10—35 см выс., покрытое мельчайшими сидячими или почти сидячими железками (ножка короче самой железки) и жесткими оттопыренными волосками; цветоносы (1—2 на розетку) прямые, олиственные, простые или с немногими веточками; стерильные побеги (обычно в числе 1—2) распростертые, 2—4 мм в диам., слегка одревесневающие, заканчиваются розеткой листьев; розеточные и нижние стеблевые листья продолговатые, 3—6 см дл., 3—12 мм шир., при основании сужены в крылатый черешок, верхние стеблевые листья сидячие или почти сидячие. Соцветие в начале цветения почти щитковидное, затем вытягивается до 10—15 см дл.; чашелистики 7—9 мм дл., рассеянно покрыты мельчайшими железками, на верхушке с пучком прямых волосков, по краю бело-перепончатые, 2 чашелистика при основании слегка мешковато вздутые; лепестки белые, по краю обычно слегка розоватые, 12—19 мм дл., 4—8 мм шир. (в конце лета у последних цветков лепестки заметно мельче), ноготок несколько длиннее чашелистиков, отгиб округлый, слегка выемчатый на верхушке. Стручки 3.5—6 см дл., 1.5 мм шир., голые, слегка бугорчатые и бороздчатые, сжатые, прямые или слегка изогнутые; лопасти



Ареал *Clausia agideliensis*.

рыльца по всей длине сомкнутые (прижатые друг к другу); цветоножки при плодах толстоватые, косо оттопыренные, 6—8 мм дл., 0.75—1 мм в диам. Семена коричневые, узокрылатые, плоские, в очертании округло-четырёхугольные, 1.75—2.5 мм дл., 1 мм шир., цв. V—VIII.

Тип: Башкирия, г. Стерлитамак, гора Юрак-Тай, 14 VII 1980, М. Князев (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotz. отличается белыми лепестками с бледнорозовой каймой, почти сидячими (а не стебельчатыми) железками, а также плотно сомкнутыми по всей длине (а не расходящимися) лопастями рыльца.

По крайней мере на протяжении 100 км ареала *C. agideliensis* в четырех исследованных нами местонахождениях — на известковых шиханах Юрак-Тай и Тра-Тай близ г. Стерлитамака, на холмах к северо-востоку от устья р. Нугуш (правый приток р. Белая) и в излучине р. Белая к востоку от города Мелеуз, на высоте 512 м над ур. м. (г. Ячгудай) — отмечаются совершенно однородные чистые популяции.

Паратипы (paratypi).

Башкортостан (Башкирская АССР, Башкирская республика, Уфимская губерния). Местонахождения к югу от г. Уфы: кв. 4 Новотроицкого лесничества Чишминского р-на, 4 VI 1970, И. Гуфранова; Кармаскалинский р-н около Карламанской пещеры, 15 VI 1971, А. Галиева (UFA). Местонахождения между городами Стерлитамак и Кумертау (Стерлитамакский, Мелеузовский, Куюргазинский районы. Стерлитамакский кантон): окр. г. Стерлитамак, гора Куш-Тай, 20 V 1975, В. Зуева; гора Юрак-Тай, 21 V 1975, она же; гора Куш-Тай, 7 VII 1975, Н. Салмина; гора Куш-Тай, 25 V 1977, А. Жепбаров; гора Юрак-Тай, 14 VII 1980, М. Князев, А. Беляев; высота 512 м (гора Ячгудай) в излучине р. Белая между г. Мелеуз и с. Худайбердино, 7 V 1982, М. Князев; холмы к северо-востоку от устья

р. Нугуш, 7 V 1984, он же; правый берег р. Белая в 800 м ниже устья р. Нугуш, 8 V 1984, он же (SVER); правый берег р. Нош-Елга, с. Михайловка, 18 VII 1930, Е. Штукенберг; в 3—4 км на юго-юго-восток от с. Ермолаевка, 19 IX 1931, А. Линд; гора Юрак-Тау, 1980, Г. Попов; юго-западный склон горы Юрак-Тау, 31 VII 1981, А. Мулдашев; шихан Тра-Тау, 3 VIII 1982, А. Мулдашев, А. Галеева, А. Веселков; там же, гора Куш-Тау, 2 VIII 1983 (UFA); Юрак-Тау, 30 VI 1966, аноним (MW); гора Шах-Тау, 12 VII 1966, А. Хохряков, М. Мазуренко (МНА); окр. Стерлитамака близ Селеукской сопки, 13 VII 1926, Б. Федченко, А. Носков, Е. Бобров, В. Монюшко; близ д. Старое Кузяково в долине р. Сары-Су, VII 1926, они же; Тура-Тау в 12 верстах к юго-востоку от Стерлитамака, V 1915, М. Ильин; хр. Кунчак на восток от д. Мукачевой (на р. Белой), 11 VII 1915, В. Петров; по р. Куюргуза близ д. Якуповой, 2 VII 1928, С. Кучеревская (LE). Местонахождения в бассейне р. Большой Ик (Кугарчинский, Зианчуринский районы; Зилаирский кантон): в 4 км к югу от с. Мраково, 3 VII 1928, О. Кнорринг; урочище Тиркела Яр, 19 VI 1963, Г. Попов; урочище Бурсык Илеу, 20 VI 1963, он же; по сыртам колхоза им. Матросова, VI 1967, он же; урочище Асхай-Юрт по склонам горы Шайтан-Тау, 19 VI 1967, он же (UFA); плато Чуюнчи-Чупаново, 24 VI 1972, Р. Тавсиев (MW).

Оренбургская обл. (Оренбургская губерния). Местонахождения близ границы с Зианчуринским р-ном Башкортостана, в бассейне р. Большой Ик: д. Карагузино, 12 VI 1894, С. Коржинский; в д. Петровской на р. Ассель, скалы, 2 VII 1893, Д. Литвинов (LE).

Таким образом, ареал *C. agideliensis* (см. рисунок) представляет собой узкую полосу, протянувшуюся в меридиональном направлении на 350 км, большей частью по правому берегу р. Белая (Агидель).

Вид произрастает почти исключительно по известнякам и доломитам, отчасти гипсам (к югу от г. Уфы), иногда на известьесодержащих конгломератах (близ устья р. Нугуш).

Институт леса УрО РАН
Екатеринбург

Получено 6 XII 1996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.715 : 581.9 (510)

© В. В. Бялт

**METEROSTACHYS SIKOKIANA (CRASSULACEAE) — НОВЫЙ ВИД
И РОД ДЛЯ ФЛОРЫ КИТАЯ**V. V. BYALT. *METEROSTACHYS SIKOKIANA (CRASSULACEAE)*, A NEW SPECIES AND GENUS FOR THE FLORA OF CHINA

По гербарным материалам для горы Омей (Китай, пров. Сычуань) выявлен *Meterostachys sikokiana* (Crassulaceae).

Это растение ранее не приводилось для флоры Китая. Обнаруженное местообитание *M. sikokiana* находится на большом удалении от основного ареала этого вида (Корея и Япония) и, по-видимому, является реликтовым.

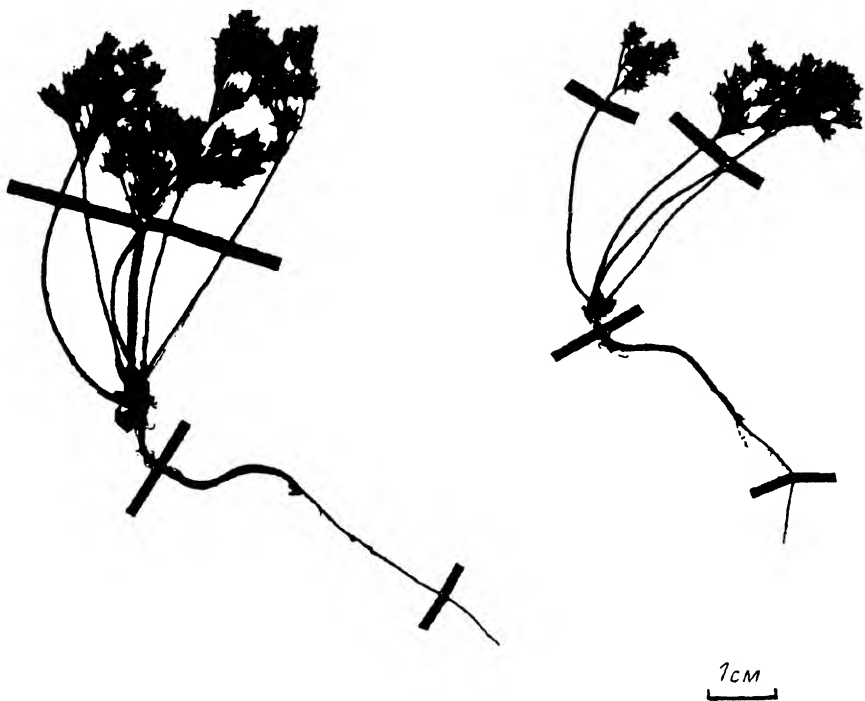
Просматривая любезно присланные сотрудниками Эдинбургского гербария (Е) материалы по роду горноколосник (*Orostachys* Fisch.) и близким родам из сем. Crassulaceae DC., мне удалось обнаружить гербарный образец *Meterostachys sikokiana* (Makino) Nakai, собранный в Китае на горе Омей (пров. Сычуань): «Szechuan, Omei-hsien, Mt. Omei, 6 XI 1946, N 8311, W. K. Hu». Два растения, относящиеся к этому виду, были гербаризированы на последней стадии плодоношения, поэтому сохранились только остатки прикорневых розеток и совсем отсутствуют стеблевые листья. Однако по наличию хрящеватых остроконечий на верхушках прикорневых листьев, по характеру ветвления цветоносных стеблей (пучком выходят из пазух розеточных листьев и ветвятся только в соцветии) и по характерным, сильно сросшимся от основания листовкам, можно достаточно уверенно сказать что они принадлежат к монотипному роду *Meterostachys* Nakai (см. рисунок).

Н. Ohba (1976 г. in sched.) определил эти растения как *Sedum leveilleum* Hamet.

Дело в том, что *Meterostachys sikokiana* был первоначально описан Tomitaro Makino (1891) как *Coryledon sikokiana* Makino. Позднее R. Hamet (1929) перенес его в род *Sedum* как *Sedum sikokianum* (Makino) Hamet, но эта комбинация оказалась незаконной, так как еще в 1893 г. К. И. Максимович (Maximowicz, 1893) с таким же эпитетом описал другой вид очитка с о-ва Сикоку. Поэтому Hamet (1908) в качестве попен novum использовал *Sedum leveilleum* Hamet, описанный из Кореи и идентичный *Meterostachys sikokiana*.

Однако, по моему мнению, следует признать правильным выделение этого таксона в качестве отдельного рода. В частности, в пользу этого свидетельствуют исследования R. Moran (1972), в результате которых выявлены четкие морфологические, кариологические и другие отличия видов рода *Meterostachys* от видов родов *Sedum* и *Orostachys*.

Несмотря на то что Ohba видел эти растения в гербарии, он, по-видимому, не придавал значения этой находке и нигде не упоминает о ней, в том числе и в статье, посвященной классификации подсем. *Sedoideae* (Crassulaceae) Старого Света (Ohba, 1978). Нет упоминания о *Meterostachys sikokiana* и у S. H. Fu (1984) в обработке семейства толстянковых для «Флоры Китая». Попытка обнаружить такое указание в доступной для меня китайской литературе, опубликованной после 1984 г., также не увенчалась успехом. По-видимому, оно так и не было обнародовано.



Гербарные образцы *Meterostachys sikokiana* из Китая.

Масштабная линейка — 1 см.

Интересно, что выявленное местонахождение *M. sikokiana* в Сычуани оказывается в значительном отрыве от основного ареала вида, который произрастает в центральной и южной частях п-ова Корея и на западе Японии (Ohwi, 1953, 1965; Moran, 1972; Kim, 1974, и др.). К сожалению, на этикетке не обнаружено указания на экологические условия, в которых произрастали эти растения на горе Омей. Однако совершенно очевидно, что не может быть речи о заносе *M. sikokiana* на территорию Китая, т. е. об его адвентивности. В Корее и Японии это растение обычно произрастает в горах на высотах от 450 до 1800 м над ур. м., среди мхов и лишайников на маломощных почвах, образующихся на горизонтальных и наклонных поверхностях камней, больших валунов и скал, чаще в тени, но может расти и на солнечных местах. В культуре *M. sikokiana* встречается исключительно редко, поэтому маловероятно, что найденные на горе Омей растения «сбежали» из культуры. Исходя из вышеизложенного, можно прийти к выводу, что местонахождение *M. sikokiana* на горе Омей является реликтовым. Подобные случаи известны для представителей китайской флоры, в том числе для некоторых толстянковых, например *Sedum subtile* Miq., *Hylotelephium sieboldii* (Regel) H. Ohba и др. (Ohba, 1986, 1992).

В заключение надо сказать, что нет необходимости приводить синонимику по этому таксону, так как достаточно полная синонимика приведена в обстоятельной статье R. Moran (1972), посвященной роду *Meterostachys*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Fu S. H. Fam. *Crassulaceae* // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekin, 1984. Vol. 34. Pt 1. P. 31—220.
 Hamet R. Seda nova vel minus cognita // Bull. Soc. Bot. France. 1908. Vol. 55. P. 45.
 Hamet R. Contribution a l'etude phytographique du genre *Sedum* // Candollea. 1929. Vol. 4. P. 1—52.
 Kim Y. S. Fam. *Crassulaceae* // Flora Coreana. Phenyang. 1974. Vol. 3. P. 38—61.

Makino T. Pl. 49. *Cotyledon sikokiana* // Illustrations of the flora of Japan. Tokyo, 1891. 2nd ed. Pt 8. P. 2.

Maximowicz C. J. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. 8 // Bull. Acad. Sci. St. Petersburg. 1893. Vol. 32. P. 477—629.

Moran R. The genus *Meterostachys* Nakai (*Crassulaceae*) // Cact. Succ. Journ. (US). 1972. Vol. 44. P. 262—273.

Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1978. Sect. 3. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. Notulae *Crassulacearum* Asiae Orientalis (1) // J. Jap. Bot. 1992. Vol. 67. N 4. P. 194—200.

Ohba H. *Sedum subtile* Miq. from Tonkin, the first record of *Sedum* from the area covered by Lecomte's «Flora de l'Indo-Chine» // J. Jap. Bot. 1986. Vol. 61. N 8. P. 225—228.

Ohwi J. *Crassulaceae* DC. // Flora of Japan. Tokyo, 1953. P. 585—592 (яп. яз.).

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IX 1996

УДК 582.734 : 581.9 (477)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

© В. И. Гончаренко

О ДВУХ ВИДАХ РОДА *RUBUS* (*ROSACEAE*) НА ЗАПАДЕ УКРАИНЫ

V. I. GONCHARENKO. ON THE TWO SPECIES OF THE GENUS *RUBUS* (*ROSACEAE*) IN THE WESTERN UKRAINE

Приведен новый для западных районов Украины вид *Rubus praecox*. Для *R. divaricatus* указаны новые местонахождения. Приведены детальные морфологические описания видов.

Во флористических и систематических работах, посвященных роду *Rubus* L., для запада Украины не приводится *Rubus praecox* Bertol. Нам известно только 1 местонахождение на этой территории: «Закарпатська обл., Береговський р-н, с. Мужієво, при дорозі, біля Мужієвської ГТП (геолого-розвідувальна партія). SV 1682. 30 V 1990, В. Гончаренко» (LW).

Rubus praecox — широко распространенный субатлантический (до субконтинентального) вид. Известен из Франции, Швейцарии, Италии и Австрии; распространен также на Балканах (Венгрия, Румыния, Югославия) и на юге Польши, Словакии и Чехии. Встречается среди кустарников и по опушкам лесов на бедных, часто каменисто-глинистых почвах. Этот вид принадлежит к подроду *Rubus* секции *Rubus* серии *Discolores* P. J. Müll. подсекции *Hiemales* E. H. L. Krause (Weber, 1985). В связи с отсутствием в отечественных работах характеристики этого вида приводим детальное морфологическое описание по Н. Weber (1985, 1995) и по собственным наблюдениям.

Rubus praecox Bertol. 1842, Fl. Ital. 5 : 220. — *R. robustus* P. J. Müll. 1859, Flora (Regensb.), 42 : 71, non C. Presl. 1849. — *R. procerus* P. J. Müll. ex Boulay, 1864. Ronc. Vogsc.: 7.

Lectotypus (Weber, 1985): «Bosonia, in sepibus prope Padermo, 7, 1842, Bertoloni» (BOLO).

Побег высокодуговидный, очень мощный, в средней части приблизительно до 15 мм толщ., остроребристо-бороздчатый, редко почти плоскогранный, матово-зеленый до винно-красного, очень часто с многими (до > 50 на 1 см стебля) пучками волосков, иногда почти голый с неравномерно распределенными остатками волосков. Шипы 8—11 мм дл. в количестве 3—8 на 5 см стебля, с расширенными основаниями

(до 13 мм), немного изогнутые. Листья большие, дланевидные или немного стоповидные, 5-листочковые, сверху матовые, голые, снизу бело-серые до беловойлочных, с примесью рассеянных длинных волосков до частых. Конечные листочки обратосердцевидные, длинночерешочковые (35—45 % длины пластинки), в основном с широкосердцевидным, иногда с закругленным основанием, с немного заостренной, широкой верхушкой 5—15 мм дл., иногда также с более узким закругленным основанием. В живом состоянии по краям грубо зубчатые. Зубцы острые, длинные (2—3 мм), частично слабо отклоненные. Черешок с изогнутыми шипами с расширенными (7—12 мм шир.) основаниями. Нижние листочки с черешочками 3—6 мм дл. Прилистники нитевидные. Соцветие многоцветковое, выше середины ветвится, пирамидальное, олиственное. Листья начинаются на расстоянии 5—15 см от верхушки соцветия, нижние 3—5-членные, с ясно заостренными листочками. Ось соцветия ребристая, чаще всего войлочно опушенная, короткомохнатая, с преимущественно широкими и четко изогнутыми шипами 6—8 мм дл. в количестве (0)3—10 на 5 см стебля. Цветonoсы 7—15 мм дл., серовойлочные, обычно без длинных волосков, с 5—10 рассеянными, слабоизогнутыми шипами до 1.5—2.5 мм дл. Чашечка серовойлочная, с вниз обращенными чашелистиками, лепестки белые до бело-розовых, эллиптические до круглых, 10—13(14) мм дл. Тычинки длиннее беловатых (иногда розовых) столбиков. Пыльники голые или опушенные. Завязи и цветоложе сильно опушенные. Плод нормальной величины, немного сочный.

От близкого вида *R. armeniacus* Focke в живом состоянии легко отличается матовыми, а не блестящими побегами, шипами без интенсивно красных оснований, по цвету не отличающимися от стебля, а также более мелкими листьями с грубозубчатыми листочками (а не равномерно зубчатыми), значительно более мелкими цветками и плодами. Иногда *R. praecox* напоминает *R. grabowskii* Weihe, который отличается голыми побегами и слабыми шипами. Остается невыясненным, образует ли *R. praecox* в Восточной Европе переходные формы к *R. armeniacus*. Распространенные в Крыму растения, которые С. В. Юзепчук (1941) определил как *R. tauricus* Schlecht., Weber (1985) относит к *R. praecox*.

Rubus divaricatus P. J. Müll. 1858, Flora (Regensb.), 41 : 130. — *R. nitidus* Weihe et Nees, 1822, Rub. Germ. 6 : 49, p. p., non *R. nitidus* Rafin. 1817, Fl. Ludov. : 98.

Lectotypus (Beek, 1974) : «Bienwald, 18 VII 1857, P. J. Müll. 117» (LAU).

Впервые *R. divaricatus* для западных районов Украины приводит С. С. Фодор (1974) как *R. nitidus* Weihe et Nees для предгорного пояса Карпат без точного указания местонахождения. В связи с отсутствием в отечественных работах характеристики этого вида приводим детальное морфологическое описание по Weber (1985) и по собственным наблюдениям.

Нами выявлены следующие ранее неизвестные местонахождения этого вида для западных районов Украины: «М. Львів, північно-східні околиці, гора Хомерів біля с. Кривичії, на сухому схилі, біля залізничного насіпу, 29 VI 1988, № 0072, Л. Гинда» (LW); «Львовская обл., Бускский р-н, в 5 км к северо-востоку от г. Буска, близ с. Адамы, смешанный лес, 15 VI 1986, А. Зеленчук» (LW); там же «Каменко-Бугский р-н, в 5 км к юго-западу от с. Узловое, сосновый лес, 2 VIII 1986, А. Зеленчук» (LW); «М. Львів — Цитадель, вул. Грабовського 11, на пустирі, 25 VI 1995, SV 1773, В. Гончаренко» (LW).

Побег прямостоячий или немного дуговидный, сильно ветвистый, блестящий, ребристый с плоскими или немного желобчатыми гранями, зеленый, переходящий в коричнево-красный, голый, с прямыми или немного изогнутыми шипами 6—8 мм дл. в количестве 5—12 на 5 см стебля, в нижней части сплюснутыми, с сильно расширенными основаниями, вверху медленно или резко сужающимися. Листья, как правило, менее 20 см дл., дланевидные, 5-листочковые, сверху ярко-зеленые, часто блестящие с 1—20 волосками на 1 см² поверхности, снизу зеленые до почти мягко коротко войлочных. Конечные листочки длинночерешочковые (33—60 % длины пластинки) с закругленным или слегка сердцевидным основанием, немного обрат-

нояцевидные с коротким (2—10 мм дл.) немного заостренным кончиком или без него, по краям равномернозубчатые со слабо заостренными зубцами (1—1.5(2) мм дл.). Нижние листочки с черешочками 2—5 мм дл., с прямо обрубленным до закругленного основания. Черешок листа обычно немного длиннее нижних листочков, слабо опушенный, с шипами до 4 мм дл. в количестве 10—18, очень сплюснутыми в основании, в большинстве случаев крючковидными. Прилистники нитевидные. Соцветие узкое, кистевидное до широкого метельчатого с многоцветковыми веточками, олиственное. Листья тонкозубчатые, достигают верхушки соцветия, нижние 3—5-членные. Конечные листочки 3-членных листьев с узким основанием, узкоэллиптические до ромбических, с очень нечеткой или очень коротко заостренной верхушкой. Веточки рассеянно опушенные, с очень широкими в основании, в большинстве сильно изогнутыми, а также крючковидными, многочисленными шипами 4—7 мм дл. Цветоножки 10—15(25) мм дл. с сильно отстоящими волосками и с сидячими железками. Чашечка зеленая, по краю беловоющей, чаще всего с шипами, с вниз обращенными чашелистиками. Лепестки светло-розовые до почти белых, узко- или обратнойцевидные, 7—11 мм дл. Тычинки равны или немного длиннее зеленых столбиков. Пыльники и завязи голые. Цветоложе голое или почти голое. Плод округлый, маленький.

Широко распространенный субатлантический вид. Произрастает на опушках буково-дубовых лесов, на песчаных и слегка глинистых, сухих или влажных почвах. Иногда встречается на кислых почвах, а на известняках отсутствует. *R. divaricatus* относится к подроду *Rubus* секции *Rubus* подсекции *Rubus* серии *Suberecti* Lindl. и от близкого *R. plicatus* Weihe et Nees отличается коротко заостренными конечными листочками и крючковидными шипами на черешках, а в соцветии более длинными тычиночными нитями и голым цветоложем. От *R. sulcatus* Vest отличается слабо желобчатыми стеблями и горизонтально отклоненными шипами на них, с сильно расширенными основаниями, а также более длинными и многочисленными крючковидными шипами в соцветии и на черешках листьев, коротко (2—10, а не 15—20 мм) заостренной верхушкой конечных листочков и обычно более раскидистым метельчатым многоцветковым соцветием.

Автор выражает благодарность Н. Е. Weber за помощь при определении ежевик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Фодор С. С. Флора Заркарпаття. Львів, 1974. 208 с.

Юзепчук С. В. *Rubus* L. — Малина и Ежевика // Флора СССР. М.—Л., 1941. Т. 10. С. 5—58.

Beek A. Die Brombeeren des Geldrischen Districtes innerhalb der Flora der Niederlande. Tilburg, 1974. 195 s.

Weber H. E. Rubi Westfalici. Die Brombeeren Westfales und des Raumes Osnabrück (*Rubus* L. Subgenus *Rubus*) // Abh. Westfal. Mus. Naturk. Munster, 1985. Jg. 47. H. 3. S. 1—452.

Weber H. E. *Rubus* L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin, 1995. Bd 4. Teil 2A. S. 284—585.

Львовский государственный
университет им. И. Франко
Украина

Получено 14 XI 1996

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.2 : 576.3

© А. Г. Десницкий, В. Н. Десницкая

О РАСЧЕТАХ СКОРОСТИ РОСТА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ФИТОПЛАНКТОНА

A. G. DESNITSKI, V. N. DESNITSKAIA. ON THE CALCULATIONS OF GROWTH RATE IN NATURAL POPULATIONS OF PHYTOPLANKTON

Обсуждаются различные методы определения скорости роста природных популяций фитопланктона. Основное внимание уделено методу прямого определения скорости роста по доле делящихся клеток. Приведены наиболее точные формулы расчета и указаны условия, необходимые для их применения.

Данные о скорости роста популяций отдельных видов фитопланктона важны для анализа морских и пресноводных экосистем. В настоящей статье критически рассматриваются основные подходы к определению скорости роста природных популяций планктонных водорослей — альгологический метод, изотопный метод и метод прямого определения скорости роста популяции по доле делящихся клеток.

Альгологический метод основан на определении прироста численности клеток отдельных видов водорослей в опытных пробах воды, помещенных в стеклянные цилиндры, в течение 1 сут экспозиции в водоеме (Финенко, Ланская, 1975; Кондратьева, 1979, и др.). Иногда этот метод дает результаты, которые нельзя считать бесспорными. Так, скорость роста у 6 видов динофитовых водорослей из Черного моря, определенная в работе Т. М. Кондратьевой (1979), варьирует от 0.5 до 4.7 делений в сутки. Однако R. Eppley (1980), один из ведущих специалистов по экологии морского фитопланктона, сомневается в достоверности исследований, дающих значения скорости роста более 1—2 делений в 1 сут. В настоящее время альгологический метод определения скорости роста природных популяций фитопланктона применяется весьма редко.

Изотопный метод основан на определении интенсивности включения в клетки водорослей изотопов углерода, азота, фосфора, кремния или германия (аналог кремния) в течение определенного промежутка времени (Eppley, 1980). Однако Eppley подчеркивает, что этот метод ненадежен и не может быть рекомендован для широкого использования.

Сравнительно недавно R. Rivkin и M. Voytek (1986) опубликовали работу по определению скорости клеточных делений у нескольких видов морских диатомовых и динофитовых водорослей на основании анализа включения ^3H -тимидина (специфического предшественника ДНК). К сожалению, эта разновидность изотопной методики, по-видимому, также не имеет больших перспектив. Многие представители морского и пресноводного фитопланктона (динофитовые, вольвоксовые, хлорококковые, эвгленовые) практически не включают ^3H -тимидин в ядерную ДНК (Десницкий, 1982; Sweeney, 1982, и др.). Целый ряд особенностей метаболизма ядерной ДНК у эукариотических водорослей остается неясным.

Eppley (1980) отмечает, что наиболее точным и перспективным является метод прямого определения скорости роста планктонных водорослей по доле делящихся клеток. К числу несомненных достоинств данного подхода

следует отнести его относительную дешевизну, а также то, что он, в отличие от рассмотренных выше подходов, не требует экспозиции или инкубации проб фитопланктона в природных или экспериментальных условиях. Этот метод использован в ряде работ на диатомовых (Lewin, Rao, 1975), динофитовых (Weiler, 1980; Eppley et al., 1984; Sommer et al., 1984; Elser, Smith, 1985), криптофитовых (Braunwarth, Sommer, 1985) и десмидиевых (Cobelas et al., 1988) водорослях. Данный способ исследования фитопланктона, насколько нам известно, до сих пор не применялся в отечественных альгологических и гидробиологических работах.

Природные популяции фитопланктона характеризуются суточным ритмом клеточных делений (Taylor, 1980; Chisholm, 1981). Это обстоятельство делает невозможным использование формул, которые применяются для анализа скорости роста асинхронно растущих популяций гетеротрофных микроорганизмов по доле делящихся клеток (Макарова, 1975), и требует более сложных методов расчета. Однако разные исследователи используют различные формулы. Так, в литературе можно встретить по крайней мере 6 способов определения скорости роста фитопланктона по доле делящихся клеток (McDuff, Chisholm, 1982). R. McDuff и S. Chisholm (1982) критически проанализировали эти подходы и показали, что не все они полностью корректны. Формулы, которые могут быть рекомендованы к использованию, попадают в 2 основные категории: формулы, в которых специфическая скорость роста популяции рассчитывается по максимальной доле клеток, претерпевших митотическое деление в течение суток (Weiler, 1980; McDuff, Chisholm, 1982; Eppley et al., 1984, и др.), и формулы, в которых расчет делается на основании общего (тотального) числа клеток, претерпевших митоз в течение 24-часового периода (McDuff, Chisholm, 1982; Sommer et al., 1984; Braunwarth, Sommer, 1985; Elser, Smith, 1985).

Первый способ следует применять только тогда, когда длительность клеточного деления больше, чем период, в течение которого происходит увеличение (прирост) числа клеток. Иными словами, в этом случае клеточные деления так сильно синхронизированы, что в серии последовательных наблюдений (обычно через каждые 2 ч) имеется проба, в которой все клетки, делящиеся в ходе данных суток, находятся в процессе деления. В пробах, окрашенных ацетокармином (или без подкрашивания, если материал предварительно сохраняли в иодном растворе Люголя), отдельно подсчитывают клетки 1-ядерные, 2-ядерные (находящиеся в интервале между делением ядра и цитокинезом) и недавно разделившиеся; характерным признаком недавнего завершения цитокинеза является то, что 2 молодые сестринские клетки остаются спаренными в течение некоторого времени.

Относительную частоту делений F в какой-либо из проб получают из формулы

$$F = \frac{b + c}{a + b + c}, \quad (1)$$

где a — одиночные клетки с одним ядром (не являются недавно поделившимися), b — двужадерные клетки, c — половина от числа недавно поделившихся и еще остающихся спаренными клеток (т. е. число пар молодых сестринских клеток). Скорость μ (число делений в 1 сут) рассчитывают по формуле

$$\mu = \frac{1}{t} \ln(F_{\max} + 1), \quad (2)$$

где t — время (1 сут), $F_{\max}$ — данные, полученные согласно формуле (1), по пробе, в которой относительная частота делений была максимальной. Общее число клеток в этой пробе должно быть не менее 100. Время удвоения T (сут) можно оценить из формулы

$$T = \frac{\ln 2}{\mu}. \quad (3)$$

Этот способ расчета скорости роста природных популяций фитопланктона по

максимальной доле делящихся клеток¹ был, в частности, использован при исследовании 11 видов морских динофитовых водорослей рода *Ceratium* Schrank (Weiler, 1980; Eppley et al., 1984).

Второй (альтернативный) способ определения скорости роста природных популяций, основанный на суммировании и усреднении последовательных подсчетов доли делящихся клеток, следует применять во всех случаях, когда длительность клеточного деления меньше периода, в течение которого происходит увеличение числа клеток. Скорость роста μ определяют по формуле

$$\mu = \frac{1}{nt_d} \sum_{i=1}^n \ln(f_i + 1), \quad (4)$$

где n — число проб, взятых для анализа в течение 24 ч, t_d — продолжительность деления, а f_i — доля 2-ядерных клеток в отдельной пробе — определяется по формуле

$$f_i = \frac{b}{a + b + c}, \quad (5)$$

где обозначения для a , b , c такие же, как и в формуле (1). Пробы обычно берут через каждые 2 ч; общее число клеток, проанализированных на протяжении 1 сут наблюдений, должно быть не менее 500—1000. Время удвоения T рассчитывают, как и в предыдущем случае, по формуле (3). Этот способ применяли, например, при исследовании пресноводной динофитовой водоросли *Ceratium hirundinella* O. F. Müller (Sommer et al., 1984; Elser, Smith, 1985) и несколько видов пресноводных криптофитовых водорослей (Braunwarth, Sommer, 1985).

Очень важным является точное измерение продолжительности деления t_d , которая различна у разных видов водорослей (Chisholm, 1981) и может сильно варьировать даже у одного и того же вида. Например, у *C. hirundinella* из планктона небольшого озера Esthwaite Water (Англия) продолжительность деления возрастает приблизительно от 3 ч летом (Frempong, 1982) до 8 ч зимой (Heaney et al., 1983). Таким образом, t_d является критическим параметром («Ахиллесовой пятой») формулы (4) (McDuff, Chisholm, 1982 : 787). Продолжительность деления чаще всего определяют как интервал между моментом достижения максимальной доли 2-ядерных клеток и максимальной доли недавно поделившихся (спаренных 1-ядерных) клеток. Можно было бы измерять t_d путем прижизненных наблюдений за индивидуальными клетками, перенесенными из водоема в лабораторные условия. Однако необходимо считать с тем, что продолжительность деления может при этом несколько измениться.

Следует отметить, что в 2 основных способах определения скорости роста популяций фитопланктона (по максимальной доле делящихся клеток и на основании общего числа клеток, поделившихся в течение суток) учет поделившихся клеток ведется не совсем одинаково. Это видно при сравнении формул (1) и (5). В первом случае учитывают не только 2-ядерные клетки, но также и недавно поделившиеся (спаренные сестринские) клетки. Это увеличивает длительность регистрируемой фазы деления и тем самым расширяет возможности для применения данного метода. Во втором же случае учитывают только 2-ядерные клетки, поскольку добавление стадии временно спаренных клеток, по-видимому, увеличивало бы риск ошибки точного определения продолжительности этого отрезка клеточного цикла.

Наконец, в последнее время наметился еще один перспективный подход к анализу роста фитопланктона — использование проточной цитометрии (Yentsch et al., 1984; Chisholm et al., 1986; Cunningham, Leftley, 1986; Десницкий, 1989). Однако исследования клеточных циклов у планктонных водорослей (главным образом у динофито-

¹ McDuff, Chisholm (1982) и другие авторы иногда используют термин «максимальный митотический индекс». Это не совсем удачно, поскольку для определения митотического индекса надо было бы подсчитать, какую долю от общего числа клеток в пробе составляют клетки, находящиеся на стадиях деления от профазы до телофазы. В рассматриваемых же работах (Weiler, 1980; McDuff, Chisholm, 1982; Eppley et al., 1984) использовался другой, более адекватный в данном случае, способ учета клеточных делений.

вых, диатомовых и золотистых) при помощи этого весьма дорогостоящего метода пока проводились почти исключительно в условиях лабораторной культуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Десницкий А. Г. К проблеме регуляции синтеза ядерной ДНК у зеленых водорослей // Цитология. 1982. Т. 24. № 8. С. 855—862.
- Десницкий А. Г. Регуляция делений и синтеза ДНК у одноклеточных водорослей // Цитология. 1989. Т. 31. № 2. С. 148—153.
- Кондратьева Т. М. Роль отдельных видов и размерных групп водорослей в продукции фитопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев, 1979. С. 99—108.
- Макирова Н. П. Метод расчета времени генерации по доле делящихся микроорганизмов // Биология моря. Киев, 1975. Вып. 33. С. 116—118.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. Скорость роста фитопланктона в экваториальном районе Пацифики // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 123—130.
- Braunwarth C., Sommer U. Analysis of the in situ growth rates of *Cryptophyceae* by use of the mitotic index technique // Limnol. Oceanogr. 1985. Vol. 30. № 4. P. 893—897.
- Chisholm S. W. Temporal patterns of cell division in unicellular algae // Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1981. N 210. P. 150—181.
- Chisholm S. W., Armbrust E. V., Olson R. J. The individual cell in phytoplankton ecology: cell cycles and flow cytometry // Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1986. N 214. P. 343—369.
- Cobelas M. A., Velasco J. L., Rubio A., Brook A. J. Phased cell division by a field population of *Staurostrum longiradiatum* (Conjugatophyceae, Desmidiaceae) // Arch. Hydrobiol. 1988. Bd 112. H. 1. S. 1—20.
- Cunningham A., Leftley J. W. Application of flow cytometry to algal physiology and phytoplankton ecology // FEMS Microbiol. Rev. 1986. Vol. 32. N 3—4. P. 159—164.
- Elser M. M., Smith W. O. Phased cell division and growth rate of a planktonic dinoflagellate, *Ceratium hirundinella*, in relation to environmental variables // Arch. Hydrobiol. 1985. Bd 104. H. 4. S. 477—491.
- Eppey R. W. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans // Primary productivity in the sea. New York, 1980. P. 231—242.
- Eppey R. W., Reid F. M. H., Cullen J. J. et al. Subsurface patch of a dinoflagellate (*Ceratium tripos*) off Southern California: patch length, growth rate, associated vertically migrating species // Mar. Biol. 1984. Vol. 80. N 2. P. 207—214.
- Frempong E. The space-time resolution of phased cell division in natural populations of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1982. Bd 67. H. 3. S. 323—339.
- Heaney S. I., Chapman D. V., Morison H. R. The role of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* within a small productive lake // Brit. Phycol. J. 1983. Vol. 18. N 1. P. 47—59.
- Lewin J. C., Rao V. N. Blooms of surf-zone diatoms along the coast of the Olympic Peninsula, Washington. VI. Daily periodicity phenomena associated with *Chaetoceros armatum* in its natural habitat // J. Phycol. 1975. Vol. 11. N 3. P. 330—338.
- McDuff R. E., Chisholm S. W. The calculation of in situ growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: a clarification // Limnol. Oceanogr. 1982. Vol. 27. N 4. P. 783—788.
- Rivkin R. B., Voytek M. A. Cell division rates of eucaryotic algae measured by tritiated thymidine incorporation into DNA: coincident measurements of photosynthesis and cell division of individual species of phytoplankton isolated from natural populations // J. Phycol. 1986. Vol. 22. N 2. P. 199—205.
- Sommer U., Wedemeyer C., Lowsky B. Comparison of potential growth rates of *Ceratium hirundinella* with observed population density changes // Hydrobiologia. 1984. Vol. 109. N 2. P. 159—164.
- Sweeney B. M. Interaction of the circadian cycle with the cell cycle in *Pyrocystis fusiformis* // Plant Physiol. 1982. Vol. 70. N 1. P. 272—276.
- Taylor F. J. R. Basic biological features of phytoplankton cells // The physiological ecology of phytoplankton. Oxford, 1980. P. 3—55.
- Weiler C. S. Population structure and in situ division rates of *Ceratium* in oligotrophic waters of the North Pacific central gyre // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25. N 4. P. 610—619.

Yentsch C. M., Cucci L., Phinney D. A. Flow cytometry and cell sorting: problems and promises for biological ocean science research // Marine phytoplankton and productivity. Berlin, 1984. P. 141—155.

Санкт-Петербургский государственный
университет
Санкт-Петербургский университет
экономики и финансов

Получено 24 X 1996

SUMMARY

Various methods of growth rate calculations of natural phytoplankton populations are considered. The main attention is paid to the method of direct calculation of growth rate based on the proportion of dividing cells. The most precise formulae are given and the conditions required for their application are indicated.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526 (517.3)

W. Hilbig. *The Vegetation of Mongolia*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1995. 258 p. (В. Хильбиг. Растительность Монголии. Амстердам, 1995. 258 с.)

Z. V. KARAMYSHEVA, E. A. VOLKOVA. W. HILBIG. THE VEGETATION OF MONGOLIA. 1995

Монголия всегда привлекала и до настоящего времени привлекает внимание натуралистов. Этот интерес объясняется сравнительно малой нарушенностью растительного покрова Монголии под влиянием хозяйственной деятельности человека, а главное — крайней самобытностью ее природы, обусловленной положением Монголии в центре ультраконтинентального Восточносибирско-Центральноазиатского сектора Палеарктики. Многие ландшафты Монголии своеобразны, неповторимы и эндемичны для нее (и частично для соседствующего с юга Китая).

1960—1980 гг. отличались особой активностью научных исследований на территории Монголии. В эти десятилетия там работало несколько крупных международных экспедиций с участием ученых из стран Восточной и Центральной Европы, в том числе Совместная советско-монгольская (затем российско-монгольская) комплексная биологическая экспедиция, организованная Академиями наук этих стран, и Немецко-монгольская биологическая экспедиция, в которой принимали участие ученые из университета Halle/Wittenberg, Академии наук ГДР, Улан-Баторского университета и АН МНР. Участником последней экспедиции с 1974 по 1989 г. был автор монографии.

Рецензируемая монография, общим объемом 258 стр., состоит из 9 разделов, предисловия, краткого словаря некоторых монгольских слов (в том числе географических терминов), краткого объяснения английской транскрипции фамилий цитируемых русских и монгольских авторов, а также монгольских географических названий. Разделы «Glossary» и «Spelling» должны помочь в освоении материала англоязычным читателям, а помещенный в конце книги «Index», включающий в себя латинские названия растений, названия синтаксисомических единиц и пояснения некоторых терминов, полезен для всех читателей.

В разделе 1 («Краткая история ботанических исследований в Монголии») конспективно изложены основные этапы изучения флоры и растительности Монголии. Упомянуты имена Д. Т. Мессершмидта, И. Аммана, И. Г. Гмелина, П. С. Палласа, И. И. Редковского, Н. С. Турчанинова, А. Бунге, К. Ф. Ледебур, К. И. Максимовича, Н. М. Пржевальского, Г. Н. Потанина и других исследователей, работавших в разных частях Монголии с конца XVII до начала—середины XIX в. Особо отмечена роль русских ученых, проводивших систематическое изучение природных ресурсов Монголии в XX в.: Н. В. Павлова, В. И. Баранова, И. А. Цаценкина, А. В. Калининой, а особенно А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко. Портреты некоторых ученых (Бунге, Максимовича и Потанина) помещены в тексте. Названы ведущие геоботаники Монголии (Даважамц, Банзрагч и др.). Жаль, что автор не отметил большое значение ботанико-географических и флористических работ В. И. Грубова, составившего первый «Конспект флоры Монгольской Народной Республики» (1955 г.) и первый «Определитель сосудистых растений Монголии» (1982 г.) и до настоящего времени являющегося редактором ценнейшего издания «Растения Центральной Азии», охватывающего флору южной половины территории Монголии (имеются лишь ссылки на некоторые работы Грубова в «Списке литературы»).

Завершается раздел перечислением крупных экспедиций, работавших в последние десятилетия в Монголии. Как нам представляется, объем проведенных исследований был бы наглядно виден, если бы автор назвал основные публикации этих экспедиций. Так, к настоящему времени опубликовано свыше 40 томов трудов Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции. Авторам рецензии известно 5 томов трудов Немецко-монгольской экспедиции. Однако ссылки на эти труды отсутствуют, так же как нет ссылки на библиографию публикаций Советско-монгольской экспедиции (Библиографический..., 1986).

В разделе 2 («Очерк природы») описываются географическое положение Монголии, ее административное деление, топография, гидрография, климат, зональное деление. Автор приводит большое количество иллюстраций, в том числе схему зон растительности, опубликованную на «Карте растительности Монгольской Народной Республики» (1979), схему ботанико-географического деления Монголии (Грубов, 1982) и колонки поясности растительности в различных горных массивах Монголии (по: Юнатов, 1950). Несколько более подробно автор останавливается на анализе высотной поясности, отмечая, что в понимании ее закономерностей он солидаризируется с Е. Weinert (1966),¹ предложившим деление на высотные ступени растительности всей Евразии в пределах Голарктической области. В соответствии с представлениями Е. Weinert, автор выделяет на территории Монголии пояс предгорий (colline, hill), горный, субальпийский, альпийский и нивальные пояса, отмечая, что высотные границы поясов имеют отличия от таковых в других регионах Евразии из-за общего высокого положения территории (mass elevation effect) и континентальности климата.

Раздел, посвященный анализу широтной, долготной и высотно-поясной дифференциации растительного покрова Монголии, к сожалению, оказался очень кратким (немногим более 1 стр. текста без иллюстраций). В результате создается очень схематизированное представление об общих ботанико-географических закономерностях растительности, по сути мало обогащенное новыми материалами, полученными в 70—80-х годах в результате работ экспедиций, в том числе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

Не обратил, например, внимание автор на долготные изменения растительности Монголии, в частности на новые материалы о проникновении в западную ее часть (хр. Хан-Хухийн-Ула, северо-запад Монгольского Алтая, Убсунурскую впадину, пограничную Джунгарию) не только пустынных джунгарских и туранских элементов, о чем было известно ранее, в том числе из публикаций немецких ученых, но и восточно-казахстанских, алтайских степных и горно-степных сообществ (работы З. В. Карамышевой, Д. Банзрагча, Е. А. Волковой, Е. И. Рачковской). Нет ссылки на работу Е. И. Рачковской (1977), где впервые выделяется на территории Монголии и Китая подзона крайнеаридных пустынь. Не ссылается автор на новую Карту растительности Монголии (1990), помещенную в Национальном атласе Монголии; в ней наряду с пустынными степями выделена подзональная полоса опустыненных степей. Не остановился автор на вопросе о самобытности высокогорной растительности Монголии (и всей Центральной Азии) и неправомерности отнесения ее к альпийской растительности. Отчасти, правда, некоторые из этих вопросов кратко освещаются в небольших очерках по характеристике основных зональных и высотно-поясных типов растительности.

Раздел 3 («Методика анализа растительности») содержит главным образом объяснение правил построения синтаксономических таблиц и условных обозначений, принятых в них (шкалы комбинированных показателей обилия и покрытия видов, константности видов и т. д.). Обработка описаний пробных площадей дана по методу Браун-Бланке. Там, где это возможно (позволяет материал), приведена и иерархиче-

¹ Библиография, приведенная в рецензируемой монографии, в список литературы к данной рецензии не включена.

ская система классификационных единиц. Однако автор отказался от номенклатуры и системы классификации, опубликованной для пойменной растительности Монголии Б. М. Миркиным с сотрудниками, так как считает эту систему недостаточно последовательной и не вполне соответствующей системе Браун-Бланке.

Основной раздел 4, занимающий 200 из 245 страниц текста, назван «Растительные сообщества Монголии». Это прекрасная, хорошо документированная и великолепно иллюстрированная сводка о растительных сообществах, произрастающих в Монголии. Конечно, она далеко не полно отражает все разнообразие растительности этой страны (особенно ощущается отсутствие материалов из Восточной Монголии). Однако это — не недостаток работы, а скорее показатель того, что слишком мало опубликовано конкретных списков описаний растительности, которыми бы мог воспользоваться автор при обобщении. Несомненно, в дальнейшем будут накапливаться новые материалы и будет расширяться список синтаксономических единиц классификации, но основа, заложенная W. Hilbig, сохранит свое значение.

Главные подразделения, описанные автором, следующие: хвойные леса, широколиственные леса (имеются в виду леса и редколесья из видов родов *Populus*, *Ulmus*, *Betula*), кустарники (shrubbery), заросли высокотравья (tall-forb vegetation), степи, растительность каменистых и щебнистых местообитаний, полупустыни, пустыни, альпийская растительность, водная растительность, растительность заболоченных местообитаний (marshland vegetation), растительность горных ручьев (montane seep water and stream vegetation), растительность илистых наносов в поймах рек (Isoetoneanojuncetea BR-BL et TX 1943), литоральная растительность побережий озер, долин рек и депрессий (*Bidentetea*), галофитная растительность, луга и пастбища (meadow and pasture), растительность пахотных земель (arable fields) и сорная рудеральная растительность. Если во всех первых подразделениях использованы, кроме личных, опубликованные материалы других авторов, то в двух последних содержатся только личные авторские материалы.

В основном можно согласиться с этими главными подразделениями, но относительно некоторых из них выскажем свои соображения. Как нам представляется, не следовало бы выделять в качестве единого крупного подразделения (кстати, обособленного на основе чисто физиономического признака) такой тип, как заросли кустарников. Автор был вынужден сразу же разделить его на подгруппы, отличающиеся по флоре, экологическим особенностям и генезису (заросли горно-тундровых кустарников и кустарничков, заросли мезофильных кустарников в лесном поясе, ивняки в долинах рек, заросли степных кустарников, галофитно-пустынных кустарников и т. д.). При этом отсутствуют данные о зарослях некоторых очень характерных кустарников, например *Armeniaca sibirica* — одного из активнейших видов на востоке страны. *Dasyphora fruticosa* упоминается лишь как компонент ерниковых (*Betula fusca*) зарослей, хотя образует разнообразные по флористическому составу заросли в поясе горной лесостепи и лесном поясе.

Также конгломеративным представляется нам подразделение «meadow and pasture», где представлены типичные мезофильные луга из бореального вида *Bromus inermis* и сообщества (несомненно не лугового типа) плотно-крупнодерновинного ксерогалофильного вида *Achnatherum splendens* (реликтовые крупнозлаковники по: Камелин, 1987).

К сожалению, очень ограниченно показана высокогорная растительность, относимая автором к альпийской. Много публикаций было посвящено огромному разнообразию высокогорной растительности Монголии и ее самобытности. Большая часть высокогорных сообществ Монголии характерна для аридных внутриконтинентальных гор Азии, и к ним менее всего подходит сравнение с альпийской луговой растительностью Европы. Автор приводит описания в основном из северных горных хребтов Монголии, поэтому в книге совсем отсутствуют упоминания о сообществах криофитных подушечников, образованных эндемичным видом *Stellaria pulvinata*, криофитных полидоминантных степей, имеющих широчайшее распространение в горах Монголии. Среди «альпийских лугов» (в понимании автора) охарактеризованы лишь

сообщества *Kobresia bellardii* и *K. filifolia*, в то время как огромную роль в высокогорьях играют и осочники (*Carex rupestris*, *C. stenocarpa* и др.). Среди тундровых типов высокогорных сообществ упомянуты только дриадики (*Dryas oxyodonta*).

Подразделение степей на 4 типа (злаковые степи, горные степи, луговые степи и песчаные степи) не совсем четко аргументированы автором. Кроме того, по нашему мнению, нельзя противопоставлять такие понятия, как «злаковые» и «горные» степи (огромные пространства в горах Монголии заняты злаковыми степями) или «луговые» и «горные» степи (луговые степи в Монголии встречаются в основном в горах).

Степная растительность отнесена к 7 ассоциациям, в некоторых из них выделено несколько субассоциаций и фаций. Чувствуется недостаток материалов из некоторых регионов. Нет данных о распространении в западной Монголии степей из *Helictotrichon altaicum* (активнейший вид в этом регионе), из *Stipa zuleskii* (редкие сообщества), из горностепного вида *Agropyron nevskii* (очень широко распространенные сообщества в степном и пустынно-степном подпоясах Монгольского Алтая). Не указаны байкальскоковыльные степи (*Stipa baicalensis*), характерные для Хангая, Хэнтея и Восточной Монголии. Не отражено разнообразие пижмовых степей (*Filifolium sibiricum*), господствующих в восточном Хэнтее и Прихинганье.

В настоящее время степи Монголии изучены достаточно хорошо. Нами (Karamysheva, Khramtsov, 1996) выделяется более 60 типов степных сообществ. Причем подразделение их основано не только на доминирующих, но и на характерных видах.

Полупустынные сообщества охарактеризованы довольно подробно, показано большое их разнообразие, хотя не упомянуты горные полупустыни, образованные терескеном и гобийскими ковыльками (*Stipa glareosa*, *S. gobica*). Вызывает некоторое сомнение отнесение к полупустыням сообществ *Kalidium gracile* и *Nitraria sibirica*.

Пустыни Монголии, так же как и степи, изучены очень хорошо. Однако приведенные в книге пустынные сообщества не дают достаточного представления об этом типе растительности. К сожалению, автор не использовал книгу Рачковской (1993), где приводится полнейшая характеристика гобийских пустынь Монголии.

Далее рассматривается влияние человека на растительность (раздел 5). Завершается монография описанием профилей, сделанных в разных районах: в горном массиве Хэнтея, в хребтах Хархира, Их-Богд, в долине р. Селенги и др. (раздел 6), и некоторыми соображениями об исследовании растительности Монголии в будущем (раздел 7).

В заключение хочется отметить, что, несмотря на указанные недочеты, рецензируемая монография является несомненно чрезвычайно ценным произведением. После книги А. А. Юнатова, вышедшей в 1950 г., это первая монография, в которой подведен определенный итог геоботаническим исследованиям Монголии на 80—90-е годы XX в. Она надолго сохранит свое значение как обзорная, хорошо документированная книга о растительности всей Монголии.

Остается только добавить, что оформление и печать книги безупречны. Бумага, компоновка текста, четкие рисунки, фотографии, таблицы — все это достойно наивысшей похвалы. Можно только поздравить автора с выходом такой прекрасной книги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Библиографический указатель литературы по результатам исследований совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР 1970—1985 гг. М., 1986. 178 с.

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.—Л., 1955. 308 с.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.

Камелин Р. В. Флороценоотипы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1594.

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М 1 : 1 500 000. М., 1979. 4 л.

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М 1 : 3 000 000 // Национальный атлас МНР. Улан-Батор; М., 1990. С. 72—73.

Рачковская Е. И. Крайнеаридные типы пустынь в Центральной Азии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 99—109.

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 134 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.—Л., 1950. 224 с.

Karamysheva Z. V., Khramtsov V. N. The steppes of Mongolia. Camerino, 1996. 78 p. (Braun-Blanquetia: Vol. 17).

© З. В. Карамышева, Е. А. Волкова

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 I 1997

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.31

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 7

Long-term vegetation dynamics / Ed. by J. P. Bakker, J. H. Willems, M. Zobel. Special feature. Journal of vegetation science. 1996. Vol. 7. N 2. P. 145—228.

(Долговременная динамика растительности/ Под ред. Дж. П. Беккера, Дж. Х. Виллемса, М. Цобеля. Специальный выпуск «Журнала науки о растительности». 1996. Т. 7. № 2)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (A REVIEW). LONG-TERM VEGETATION DYNAMICS. JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE (SPECIAL FEATURE). 1996

В кратком введении к «Специальному выпуску» его редакторы — J. P. Bakker, J. H. Willems (Нидерланды), M. Zobel (Эстония) — сообщают, что в выпуск включены статьи, написанные на основе докладов, зачитанных на совещании «Рабочей группы по изучению долговременной динамики растительности» (май 1994 г., университет г. Гронинген, Нидерланды). Редакторы подчеркивают, что до разработки общепринятых методов исследований долговременной динамики растительности (ДДР) еще далеко, так как остается дискуссионным как размер площадки, достаточной для регистрации изменений, так и величина минимального времени, необходимого для выявления закономерности или хотя бы тенденции этих изменений. Условно минимальным временем наблюдений предлагается принять 10-летний период.

В открывающей выпуск статье «Для чего нам нужны постоянные площадки при изучении долговременных изменений растительности?», написанной редакторами при участии Н. Olf (Нидерланды), продолжается обсуждение общих вопросов организации стационарных наблюдений за ДДР. ДДР понимается авторами очень широко и может включать как сукцессии, которые вызваны аллогенными или автогенными факторами и их взаимодействием, так и флуктуации, и изменения в микромасштабе в связи с возобновительным процессом («карусели» в понимании E. van der Maarel, M. Sykes, 1973¹).

Исследования ДДР весьма трудоемки и дороги, чем и объясняется крайняя редкость наблюдений за срок, принятый в качестве «минимального времени выявления» процесса, чаще они продолжаются не дольше 4 лет.

Наблюдения ДДР не должны превращаться в панацею для ответа на вопросы о причинах сосуществования видов в сообществах. Их следует дополнять, с одной стороны, экспериментами, а с другой — изучением фиксированных в пространстве

¹ Цитированные авторами работы в библиографию к рецензии не включены.

временных рядов (зарастание залежей, отвалов, лавовых потоков и т. д.). Такие исследования правомочны во всех случаях, если выровнен экологический фон, на котором протекает сукцессия, и есть возможность достаточно точно датировать возраст сообществ, связанных в пространственно-временную последовательность.

Оценку места ДДР в современной науке о растительности и в первую очередь в решении вопроса о факторах сосуществования видов в сообществах продолжает Т. Herben (Чешская республика) в статье «Постоянные площадки как подход в экологии растительных сообществ». Автор использует имитационную модель и результаты стационарного изучения ДДР субальпийских лугов, которые исследовались на сетке с площадками 3.5×3.5 см². Основной вывод — сложность однозначной интерпретации получаемых рядов данных, так как внешние и внутренние факторы организации сообществ сложно взаимодействуют. Отношения между наиболее важными для злаковника видами (асимметричная или симметричная конкуренция) могут быть изучены в экспериментах при удалении одного из видов или при высеве с разным соотношением. Тем не менее эти данные не всегда могут прояснить картину отношения видов в природе, и возможности использования для их интерпретации экспериментальных данных также весьма ограничены. Автор статьи приходит к выводу о невозможности количественного описания закономерностей сосуществования видов в многовидовых сообществах с диффузной конкуренцией. Видимо, не следует даже ставить такой задачи, ограничившись описанием общих закономерностей сосуществования видов на феноменологическом уровне (Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 1996).

Статьи A. W. McDonald (Великобритания), J. P. Bakker, K. Vegelin (Нидерланды) «Классификация семенных банков и их важность для восстановления богатовидовых пойменных лугов» и J. P. Bakker, E. S. Bakker (Нидерланды), E. Rosen (Швеция), G. L. Verweij, R. M. Bekker (Нидерланды) «Состав почвенного банка семян на градиенте от сухих альварных лугов к кустарниковым сообществам с *Juniperus*» также посвящены обсуждению общих вопросов сосуществования видов, роли банков семян. В обеих статьях подчеркивается, что семена типичных видов злаковников имеют очень краткий период покоя, а способность к формированию банка семян увеличивается по ряду луговые—рудеральные виды. Таким образом, «семенной дождь» преобладающих в естественном сообществе видов сравнительно мало влияет на состав банка семян, в котором преобладают семена рудеральных видов. Это объясняет крайнюю сложность восстановления многовидовых сообществ после прекращения использования удобрений. Видовой состав обогащается в основном за счет видов из соседних сообществ (если таковые сохранились), что делает процесс очень медленным.

В первой статье приводятся количественные данные о банках семян в почвах на лугу. Содержание семян в слое 0—5 см примерно в 10 раз выше, чем в слое 5—10 см; запас семян зависит от использования луга. Так, в исходно однородных луговых сообществах, которые используются для выпаса коров, овец или как сенокосы, запас семян составлял соответственно 11 333, 8108 и 8775 семян на 1 м². При расчистке зарослей *Juniperus* формирование богатовидовых альварных сообществ происходит также за счет «семенного дождя» их окружающих сообществ, так как в почве имеются лишь семена видов рудеральной ориентации.

Остальные статьи посвящены обсуждению результатов исследования ДДР различных сообществ под влиянием антропогенных факторов.

В статьях J. H. Willems, M. G. L. Nieuwstadt (Нидерланды) «Долговременный эффект влияния последствий удобрений на надземную фитомассу и видовое разнообразие злаковников на известняках» и J. O. Mountford, K. H. Lakhani, R. J. Holland (Великобритания) «Восстановление растительности злаковников после прекращения внесения удобрений» рассматриваются восстановительные сукцессии в растительности при снятии влияния антропогенного фактора. Эффект последствий фосфорных удобрений по сравнению с азотными более устойчив. Для оценки скорости восстановительного процесса предлагается понятие «полужизни» (half-life),

аналогичное «полусмене» (half-change), которое используется для оценки изменения флористического состава на экологических градиентах. После прекращения 4-летнего внесения азотных удобрений (с дозами от 25 до 200 кг/га действующего вещества) время восстановления исходного видового состава менялось от 3 до 9 лет (соответственно время «полужизни» — от 2 до 5 лет).

В двух других статьях (А. Р. Grootjans, L. F. M. Fresco, C. C. de Leeuw, P. C. Schipper (Нидерланды) «Разрушение богатовидового сенокосного луга *Calthion palustris*; некоторые суждения о концепции сообщества» и J. M. van Groenendael, R. G. Roepers, I. Woltjer, H. R. Zweers (Нидерланды) «Сукцессии растительности озер в Западной Коннемара, Ирландия: сравнение прогнозируемых и реальных сукцессий») показаны результаты разрушения исходной растительности ветландов при евтрофикации вод и усилении дренированности местообитаний. К сожалению, теоретические выводы обеих статей достаточно банальны. В первой статье говорится о том, что при разрушении сырых лугов союза *Calthion palustris* входящие в его характеристическую комбинацию виды (*Caltha palustris*, *Myosotis palustris*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lotus uliginosus*, *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *C. nigra*, *Equisetum fluviatile*, *Cynosurus cristatus*), весьма различные по экологии, с перекрывающимися, но никак не совпадающими эколого-фитоценотическими ареалами и соответственно экологическими нишами, имеют индивидуальные кривые изменения на градиенте сукцессии. Сегодня концепция континуума уже столь общепринята, что больший интерес представляют как раз исключения из правила индивидуальности, когда виды на градиенте меняются группами (происходит нуклеация, проявляется эффект переключения и т. д.).

Невозможность прогноза результатов процесса, который развивается под влиянием нескольких сложно взаимодействующих факторов, сегодня также очевидна, что резко снизило интерес к такого рода моделированию. Экосистемы — «очень большие системы», в поведении которых проявляется так называемая «контринтуция».

В статье М. Zobel, М. Suurkask (Эстония), Е. Rosen (Швеция), М. Partel (Эстония) «Динамика видового богатства в экспериментально восстанавливаемом кальцефильном злаковнике» описаны результаты краткосрочных наблюдений за сукцессией, которая происходит при изменении режима использования: при расчистке древесного яруса и далее регулярном сенокосении восстанавливаемого злаковника с целью подавления восстановительной сукцессии. Наблюдения проводились в течение 4 лет, однако авторам удалось выявить общую закономерность: смену видов из бедновидового пула лесных трав видами из богатовидового пула альварных лугов. Главный фактор сосуществования видов — конкуренция за свет в макромасштабе (между видами разных жизненных форм) и микромасштабе (между видами одной жизненной формы).

В рецензируемом специальном выпуске нет статей, которые содержат выводы, вносящие существенный вклад в развитие теории фитоценологии, тем не менее в нем много ценного фактического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современная наука о растительности: генеалогия основных концепций и научные традиции // Успехи совр. биологии. 1996. Т. 116. № 1. С. 20—36.
Mirkin B. M. Which plant communities do exist? // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N 2. P. 283—284.

© Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

Башкирский государственный
университет
Башкирский государственный
педагогический институт
Уфа

Получено 16 IX 1996

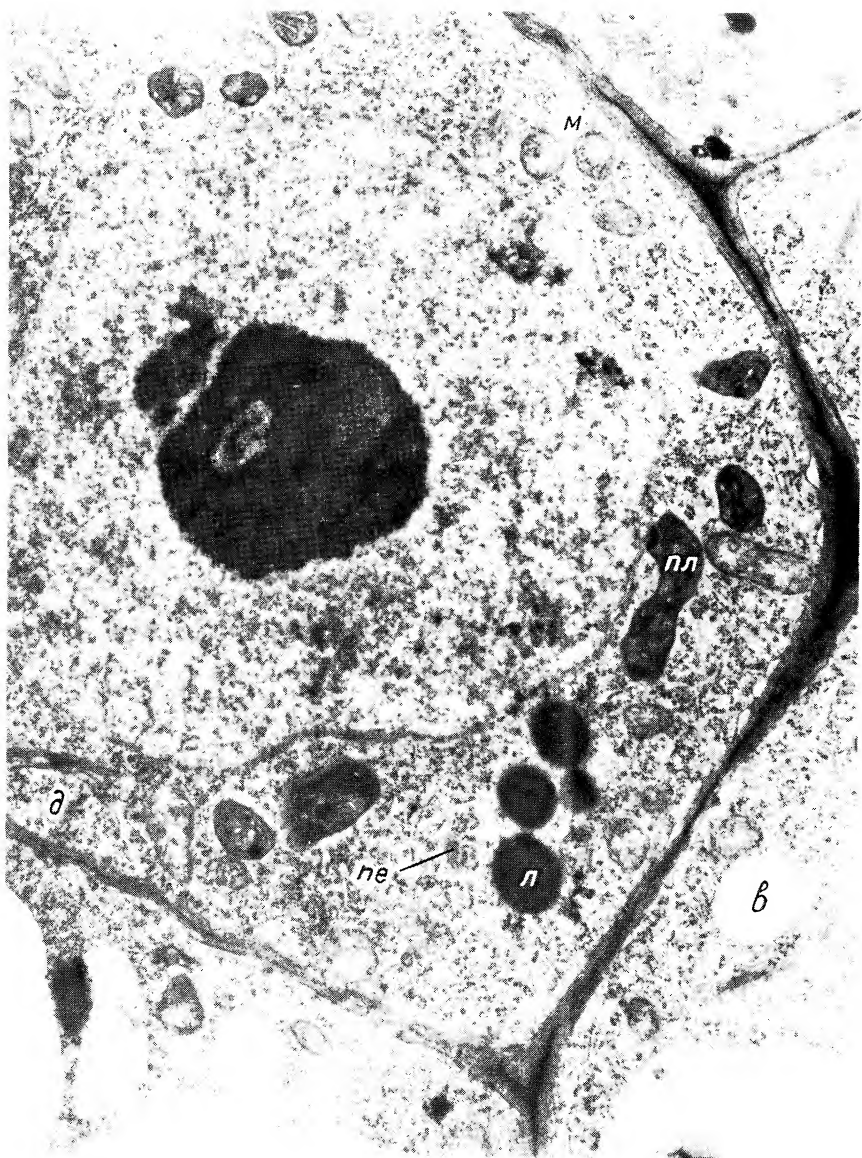


Таблица. Общий вид клетки 2 слоя листового бугорка.

вакуоль, δ — диктиосома, л — липидная капля, м — митохондрия, ne — пероксисома, пл — пластида ($\times 15000$).

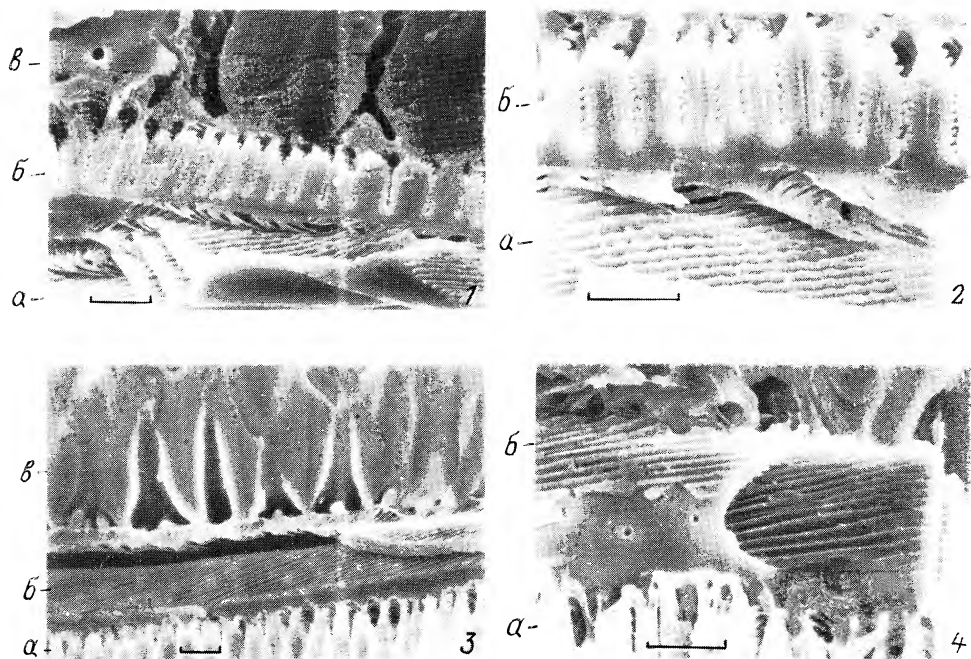


Таблица. Сколы косточки *Sambucus javanica* (subgen. *Scyphidanthé*).

1 — поперечный скол эндокарпия; 2 — структура волокон на поперечном сколе (видны клеточные стенки, полости волокон, структура утолщений на внутренней стенке волокна); 3 — продольный скол эндокарпия (слева видна разветвленная полость каменной клетки); 4 — фрагмент волокна с порами. Слои: а — горизонтально ориентированных волокон; б — вертикально ориентированных волокон; в — каменных клеток. Масштабная линейка — 10 мкм.

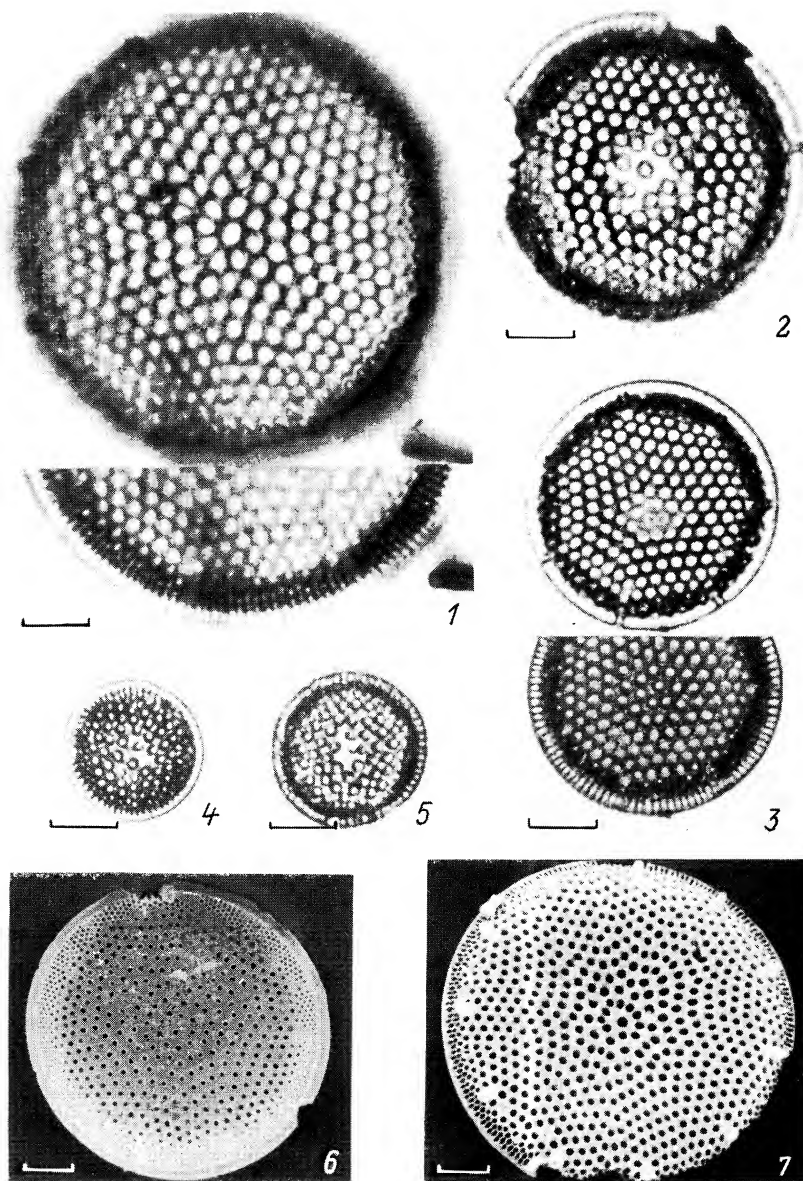


Таблица I. *Golovenkinia polyactis*. Западная Сибирь, р. Верхняя Халыта.

1—5 — разнообразие структуры створок (СМ); 6, 7 — расположение двугубых выростов на концах длинных рядов ареол (СЭМ) (поверхность створок: 6 — внутренняя, 7 — наружная). Масштабная линейка: 1—7 — 10 мкм.

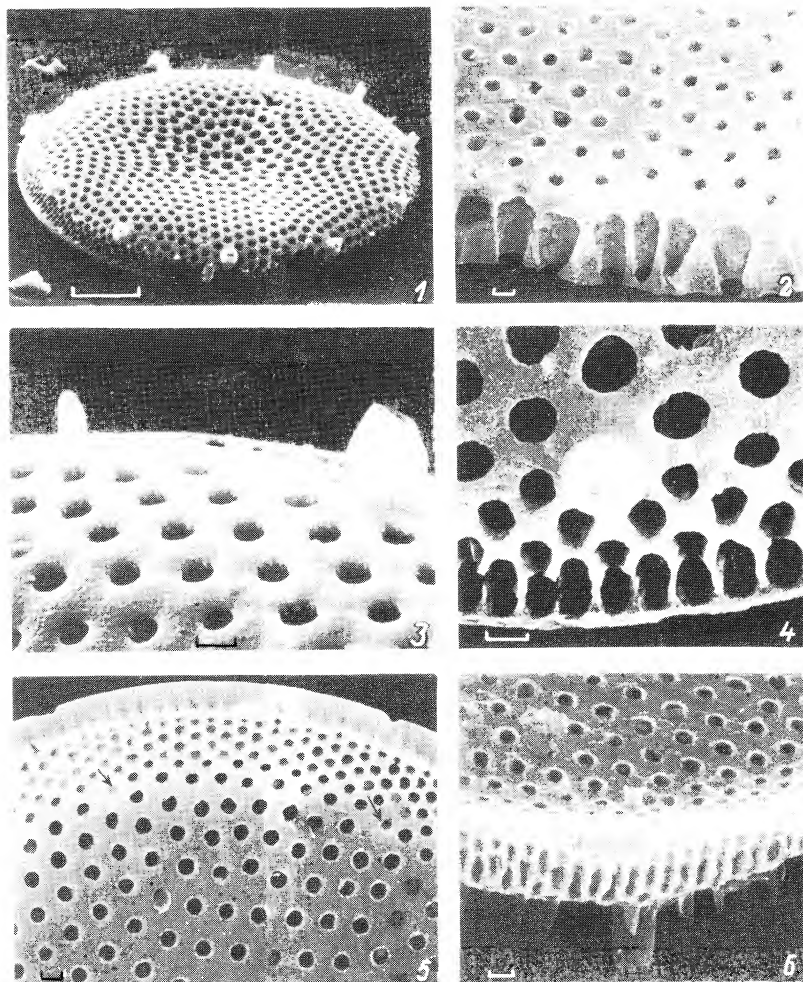


Таблица II. *Golovenkinia polyactis* (СЭМ). Западная Сибирь, р. Верхняя Хадыта.

1, 3, 4 — наружная поверхность створки с двугубыми выростами и шипиками между ними: 1 — общий вид, 3 — двугубый вырост и шипик (вид сбоку), 4 — двугубый вырост со щелью (вид сверху); 2 — скол через ареолы; 5, 6 — внутренняя поверхность: 5 — отверстия двугубых выростов (отмечены стрелками), 6 — двугубый вырост с наружной и внутренней сторон створки, на внутренней стороне заметна небольшая трубка. Масштабная линейка: 1 — 10 мкм, 2—6 — 1 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. Vol. 82. N 7)

Page

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. Cell component dynamics in the leaf tissues of <i>Populus deltoides</i> (Salicaceae) during life cycle. 1. Shoot apical meristem	1
Katenin A. E., Rezmanova G. S. Tundra vegetation complex structure on the drained part of Vankarem lowland (Chukchi Peninsula)	18
Rebristaya O. V. Flora of the sea coast habitats in the West Siberian Arctic	30
COMMUNICATIONS	41
Vinogradova K. L. The brown algae (<i>Phaeophyta</i>) of the Chukchi Sea	41
Naumenko Yu. V. Ecologo-geographical characteristics of the phytoplankton of the Ob river	51
Malysheva N. V. The lichens of the historical gardens and parks of St. Petersburg (XVIII—beginning XX centuries)	56
Tatarenko I. V. The biological and morphological features of <i>Gastrodia elata</i> (Orchidaceae)	67
Kuzmina M. L. Significance of the anatomical structure of the endocarpium for the elaboration of the system of the genus <i>Sambucus</i> (Caprifoliaceae)	73
Kozhevnikov Yu. P. Vegetational cover in the neighbourhood of Voloczanka settlement (central part of southern Taimyr)	78
Novakovskaya T. V. Flora of the Kharyaginsk environs (Nenets Autonomic District)	90
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	99
Strelnikova N. I. A new genus <i>Golovenkinia</i> (Bacillariophyta) from Paleogene deposits of Russia and Sweden	99
Czernyadjeva I. V. The species of the genus <i>Pohlia</i> (Musci) with propagula	102
Kamelin R. V., Lazkov G. A. Two new species from the Western Tien Shan	123
Knjasev M. S. A new species of the genus <i>Clausia</i> (Brassicaceae)	125
FLORISTIC FINDINGS	128
Byalt V. V. <i>Meterostachys sikokiana</i> (Crassulaceae), a new species and genus for the flora of China	128
Goncharenko V. I. On the two species of the genus <i>Rubus</i> (Rosaceae) in the western Ukraine	130
METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH	133
Desnitski A. G., Desnitskaia V. N. On the calculations of growth rate in natural populations of phytoplankton	133
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	138
Karamysheva Z. V., Volkova E. A. W. Hilbig. The vegetation of Mongolia. 1995	138
Mirkin B. M., Naumova L. G. (A review). Long-term vegetation dynamics. Journal of vegetation science (Special feature). 1996	142

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 7)

Стр.

Виноградов А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа <i>Populus deltoides</i> (Salicaceae) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега	1
Катенин А. Е., Резванова Г. С. Структура тундрового комплекса растительности на дренированном участке Ванкаремской низменности (Чукотский полуостров)	18
Ребристая О. В. Флора приморских экотопов Западносибирской Арктики	30
СООБЩЕНИЯ	41
Виноградова К. Л. Бурые водоросли (Phaeophyta) Чукотского моря	41
Науменко Ю. В. Эколого-географическая характеристика фитопланктона Оби	51
Малышева Н. В. Лишайники исторических садов и парков Санкт-Петербурга (основанных в XVIII—начале XX века)	56
Татаренко И. В. Биоморфологические особенности <i>Gastrodia elata</i> (Orchidaceae)	67
Кузьмина М. Л. Значение анатомических признаков зрелого эндокарпия для уточнения системы рода <i>Sambucus</i> (Caprifoliaceae)	73
Кожевников Ю. П. Растительный покров окрестностей поселка Волочанка (центральная часть южного Таймыра)	78
Новаковская Т. В. Флора окрестностей Харьягинска (Ненецкий автономный округ)	90
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	99
Стрельникова Н. И. Новый род <i>Golovenkinia</i> (Bacillariophyta) из палеогеновых отложений России и Швеции	99
Чернядьева И. В. Виды рода <i>Pohlia</i> (Musci) с выводковыми почками	102
Камелин Р. В., Лазьков Г. А. Два новых вида с Западного Тянь-Шаня	123
Князев М. С. Новый вид рода <i>Clausia</i> (Brassicaceae)	125
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	128
Бялт В. В. <i>Meterostachys sikokiana</i> (Crassulaceae) — новый вид и род для флоры Китая	128
Гончаренко В. И. О двух видах рода <i>Rubus</i> (Rosaceae) на западе Украины	130
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	133
Десницкий А. Г., Десницкая В. Н. О расчетах скорости роста природных популяций фитопланктона	133
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	138
Карамышева З. В., Волкова Е. А. В. Хильбиг. Растительность Монголии. 1995	138
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (Рецензия). Долговременная динамика растительности. Специальный выпуск «Журнала науки о растительности». 1996	142